АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

1917 1977

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

11

НОЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1977

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 581.9 (47+57) (093.32)

60-ЛЕТИЕ ВЕЛИКОГО ОКТЯБРЯ И СОВЕТСКАЯ БОТАНИКА

60 YEARS OF THE GREAT OCTOBER AND SOVIET BOTANY

Победа Великой Октябрьской социалистической революции, совершенной трудящимися России под руководством партии большевиков во главе с Владимиром Ильичем Лениным, коренным образом изменила ход развития всего человечества. Началась новая эра всемирной истории, шестидесятилетние итоги которой подводит сейчас наш народ.

Нам есть чем гордиться, чему радоваться! Создано первое в мире социалистическое государство, осуществлены глубочайшие социально-экономические преобразования, лежащие в основе несокрушимой мощи Советского Союза. Через тяжелейшие испытания победоносно прошла наша страна. Все силы старого мира ополчились против нее; менялись формы борьбы, менялись ее условия, но борьба не прекращалась никогда. Преодолев все трудности и препятствия, Советский Союз пришел к своей 60-й годовщине в полном расцвете материальных и духовных сил развитого социалистического общества, пришел как победитель.

Ярким свидетельством побед нашего народа служит новая Конституция Советского Союза. Всенародное обсуждение ее проекта явилось важнейшим элементом подготовки к празднованию 60-летия Октября.

Новая Советская конституция — это основной закон зрелого социалистического государства. В нем отражены замечательные достижения во всех областях общественной жизни за 60 лет Советской власти. Конституция — закон для всех советских людей, но некоторые ее положения представляют специальное значение и специальный интерес для ученых.

Социалистическое общество коренным образом отличается от всех иных общественно-экономических формаций, в частности, тем, что оно строится на научных основах, на основе идей научного коммунизма. Одной из существенных закономерностей, вытекающей из этой коренной особенности социализма, является постоянное возрастание роли науки в жизни общества.

Великий Ленин еще в первые годы существования советского государства считал важнейшей задачей развитие науки и внедрение ее достижений во все области политической, социальной, экономической и культурной жизни страны, так «чтобы наука действительно входила в плоть и кровь, превращалась в составной элемент быта вполне и настоящим образом».[1]

Предначертания В. И. Ленина были выполнены Коммунистической партией и советским правительством. Наука с первых дней Советской власти окружена у нас заботой и вниманием. И те замечательные достижения, которых добились советские ученые в самых различных отраслях науки, явились ответом на эту заботу.

В приветственной речи, адресованной Академии наук СССР в связи с ее 250-летием, Л. И. Брежнев сказал: «Социализм и наука неразделимы, и в этом одна из причин победы социализма. Только социализм сделал возможным использование завоеваний науки в интересах народа, позволил раскрыть творческие потенции и таланты, которые в изобилии имеются у каждого народа. И только опираясь на новейшие достижения науки о природе и обществе, можно успешно строить социализм и коммунизм».[2]

[1] Ленин В. И. Полн. собр. соч. Т. 45, с. 391.
[2] Брежнев Л. И. Гордость отечественной науки. М., 1975, с. 5.

В Конституции зрелого социализма закономерно нашли свое место облеченные в четкую юридическую форму положения, определяющие государственное значение науки в жизни нашего общества. О развитии передовой науки идет речь в преамбуле Конституции, о марксистко-ленинском учении как научной основе всей деятельности КПСС — в статье 6-й. Статья 26-я полностью отведена науке. Она гласит: «В соответствии с потребностями общества государство обеспечивает планомерное развитие науки и подготовку научных кадров, организует внедрение результатов научных исследований в народное хозяйство и другие сферы жизни».

В этой статье охарактеризованы все главнейшие особенности советской науки — неразрывная связь с потребностями общества, плановый характер, необходимость доведения результатов научных исследований до практического использования обществом, осуществление государством общего руководства развитием науки. Эти положения, приобретающие после принятия Конституции силу закона, имеют исключительно важное дополнение, касающееся роли самих ученых в определении направлений научных исследований и формирование науки как системы объективных знаний о действительности. Статья 47-я провозглашает, что «Гражданам СССР в соответствии с целями коммунистического строительства гарантируется свобода научного, технического и художественного творчества».

В сочетании государственного руководства наукой со свободой научного творчества — залог непрерывного развития исследований на благо советскому народу, служащих строительству коммунистического общества.

Специальное значение для ученых, в особенности для ботаников, имеют и некоторые другие статьи Конституции. Уже в постановлениях XXV съезда КПСС в число основных задач развития народного хозяйства СССР на десятую пятилетку были включены разработка и осуществление мероприятий по охране окружающей среды, рациональному использованию и воспроизводству природных ресурсов. В связи с этим перед советскими учеными в качестве одной из важнейших была поставлена следующая задача: развитие научных основ рационального использования и охраны недр, почв, растительного и животного мира, воздушного и водного бассейнов.

Решения XXV съезда КПСС придали ботаническим исследованиям, направленным на всестороннее и комплексное изучение растительного компонента биосферы, огромное значение. Они вышли на самую передовую линию научного фронта и, таким образом, на ботаников легла исключительная ответственность.

Постановления XXV съезда КПСС нашли дальнейшее развитие в Основном законе Советского Союза, статья 18-я которого гласит: «В интересах настоящего и будущего поколений в СССР принимаются необходимые меры для охраны и научно обоснованного, рационального использования земли и ее недр, растительного и животного мира, сохранения в чистоте воздуха и воды, обеспечения воспроизводства природных богатств и улучшения окружающей человека среды». А в статье 67-й записано, что «Граждане СССР обязаны беречь природу, охранять ее богатства». Тем самым охрана природной среды включена в число важнейших гражданских обязанностей советского человека.

Указанные партийные и государственные документы подготовлены всем развитием нашего общества. Обращаясь к их истокам, мы должны прежде всего вспомнить Декрет о земле, принятый 2-м Всероссийским съездом советов по предложению В. И. Ленина, и серию ленинских декретов первых лет Советской власти. Но на современном этапе научно-технической революции данная проблема приобрела особую остроту. Это потребовало новых форм и методов ее решения, основы которых заложены в решениях XXV съезда КПСС и в новой Конституции СССР.

Можно с удовлетворением отметить, что советские ботаники пришли к этому этапу развития своей науки хорошо подготовленными в организационном и в теоретическом отношениях хотя в новых условиях очень многое еще предстоит сделать.

Мы располагаем прекрасными научными кадрами — представителями всех национальностей Советского Союза — во всех областях ботанической науки. В то же время такие важные направления, как альгология и микология, в должной мере не обеспечены кадрами. Поэтому составление научно обоснованного плана подготовки ботаников разных уровней квалификации и реализация его — важная и ответственная задача. Не менее важно и дальнейшее повышение качества подготовки научных кадров.

За 60 лет Советской власти выросло совершенно не сравнимая с дореволюционной система ботанических научных учреждений. Но и здесь многое можно и нужно сделать, например, для расширения сети заповедников как мест многолетних стационарных исследований динамики природных процессов в наиболее продуктивном слое биосферы, насыщенной организмами, и для существенного укрепления их как научно-исследовательских учреждений (обеспечение кадрами, лабораторными помещениями, оборудованием).

Неизмеримо возросла за 60 лет печатная продукция по всем ботаническим специальностям. Советская ботаническая литература заняла почетное место в мировой науке. Об этом свидетельствует не только широкое цитирование наших работ за рубежом, но и многочисленные переиздания советских книг иностранными издательствами и переводы их на иностранные языки. Однако уровень выпускаемых изданий не всегда достаточно высок, хотя проблемы качества продукции становятся сейчас все более важными. Остро стоит вопрос о создании специализированных журналов, в частности по альгологии, морфологии растений, систематике, по геоботанике и др. Мы нуждаемся в хорошем современном вузовском учебнике ботаники.

Советские ботаники внесли огромный вклад в развитие почти всех разделов своей науки, подготовив условия для решения задач, которые поставила и будет ставить перед ними жизнь.

Отмечая первые юбилеи Советской власти, ботанические журналы публиковали обзорные статьи, посвященные итогам исследований за 10, 20, 25, даже за 50 лет. Сейчас пытаться представить такой обзор в рамках журнала совершенно невозможно — настолько велик размах шестидесятилетних исследований, так много существенных достижений необходимо было бы отразить в подобной сводке. Систематика и флористика низших и высших растений, ботаническая география, морфология растений в широком смысле слова (структурная ботаника), палеоботаника, геоботаника, ботаническое ресурсоведение, физиология и биохимия растений, экология растений, генетика растений, ботанические дисциплины, составляющие основу растениеводства и лесоводства, — достижениями во всех этих областях могут гордиться советские ботаники!

Проведенный в 1975 г. в Ленинграде XII Международный ботанический конгресс явился наглядным свидетельством мирового авторитета советской ботаники, основанного на ее неоспоримых достижениях.

Достигнутые результаты позволяют по-новому, подлинно по-государственному подойти к разработке научных основ рационального использования, охраны и воспроизводства природных растительных ресурсов. Но надо помнить, что эта проблема может решатвся только комплексно, усилиями всего коллектива ботаников, что нет ни одной «лишней», «второстепенной» ботанической дисциплины, когда речь идет о познании растительного компонента биосферы. Не следует забывать и еще об одном очень существенном обстоятельстве. Необходимо, чтобы результаты наших исследований находили быстрейшее практическое применение. Это священный долг советских ученых, особенно если дело касается проблем, имеющих жизненно важное значение для общества.

Советские ботаники хорошо поработали за истекшие 60 лет, все силы отдавая служению своему народу. Процветанию Социалистической Родины посвящены их помыслы в эти юбилейные дни, их планы на будущее.

УДК 582.951.6 : 575.321 : 632.937.2

И. И. Тумаджанов, Р. К. Беридзе, А. И. Погосян

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА, ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛИПЛОИДНОГО КОМПЛЕКСА *VERONICA GENTIANOIDES* VAHL AGGR. *(SCROPHULARIACEAE)*

I. I. TUMADJANOV, R. K. BERIDZE, A. I. POGOSYAN. POPULATIONAL STRUCTURE, FILOGENETIC RELATIONSHIPS AND ORIGIN OF POLYPLOID COMPLEX *VERONICA GENTIANOIDES* VAHL AGGR. (*SCROPHULARIACEAE*)

Путь к истине довольно сложен. Продвижение к ней обычно идет не по прямой, восходящей линии. В истории каждой проблемы наблюдаются последовательные этапы, причем каждый последующий этап нередко представляет собой отрицание предыдущего. Так, представления о ходе эволюции последовательно совершенствуются, уточняются, улучшаются.

Л. Ш. Давиташвили.
«Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира», 1968, стр. 188.

Рассматривается роль вторичного основного числа хромосом и процесса тетраплоидизации на этой основе в прогрессивной эволюции полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl aggr. Обсуждаются филогенетические взаимоотношения отдельных географических подразделений этого комплекса. Показаны отличительные особенности популяционной структуры в малоазийской и кавказской частях ареала комплекса. Анализируются основные эволюционные тенденции, имевшие различную направленность и реализовавшиеся в разное время, что привело к различным конечным результатам. На фоне геологической истории кавказско-малоазийской суши обсуждается проблема становления и развития комплекса, начиная от анцестральных диплоидных предков, обитавших на островных низкогорьях древнего Тетиса, до современной сложной структуры полиплоидного комплекса, занявшего новые адаптивные зоны вплоть до субнивального пояса гор.

В недавно опубликованной статье «Биосистематика — путь к пониманию эволюции», Стеббинс (Stebbins, 1970) писал, что изучение полиплоидных комплексов различной степени сложности показывает наиболее частые направления в изменении кариотипа в течение эволюции высших растений, которые могли положить начало формированию таких таксономических категорий, как роды и даже семейства. Несмотря на общепризнанное мнение, что это одна из основных, если не главная, проблема эволюции растений, по мнению Стеббинса, наши знания в этой области очень незначительны, и ботаники-биосистематики только приступили к разработке этой проблемы.

Однако уже теперь все отчетливее вырисовывается генеральная линия в изучении этой проблемы, что хорошо показано на частных примерах многими исследователями, солидарными в том, что любые изменения исходных хромосомных чисел определяют общую направленность микроэволю-

ционных процессов в популяциях, а в отдельных случаях создают основы более глубоких преобразований. Обзор современной литературы свидетельствует о большом значении изменения основных чисел хромосом в эволюции покрытосеменных растений. Так, например, у многих примитивных типов, стоящих в основании филогенетической системы цветковых растений, таких как род *Magnolia* (который цитологически изучен лучше, чем другие роды сем. *Magnoliaceae*), при вторичном основном числе x=19 образуется ясно выраженный полиплоидный ряд с 2n=38, 76, 114, состоящий, таким образом, из диплоидных, тетраплоидных и гексаплоидных представителей (Тахтаджян, 1966). Кстати, во всем порядке *Polycarpiceae* (подкласс *Magnoliidae* по А. Тахтаджяну) основные хромосомные числа показывают кратное возрастание от первичного исходного x=5 до x=20. Начальным этапом эволюции всех покрытосеменных на основе этих и подобных случаев принимают стадию полиплоидизации основных чисел с последующими анеуплоидными изменениями.

Таким образом, если проблема изменения основных чисел хромосом у высших таксонов не нова, то в отношении эволюции на уровне видов это явление до последнего времени мало освещалось в литературе. В этом аспекте, помимо данных наших исследований рода *Veronica*, отметим, пожалуй, не менее убедительный пример с эволюцией рода *Globba* из сем. *Zingiberaceae*. Так, в статье Ларсена (Larsen, 1972 : 240) приводятся данные, показывающие, что род этот представляет собой сложный полиплоидный комплекс, эволюция которого совершалась на основе изменений основных чисел хромосом. По мнению Ларсена, тетраплоидный уровень оказался наиболее благоприятным в этом комплексе, на базе которого в горных районах происходит очень быстрое видообразование с возникновением неоэндемиков. Некоторые исследователи считают, что исходным (первичным) основным числом у *Globba* является x=8, хотя диплоидные предки всего рода в целом еще не найдены (Lim Siew-Ngo, 1972).

Из совокупности известных фактов следует вывод, что основное число представляет собой не что-то абсолютно неизмененное на протяжении эволюции группы. Как пишет Джонс, в процессе эволюции изменяются именно основные числа, которые привлекают внимание в биосистематических исследованиях; этот показатель широко используется при филогенетических построениях (Jones, 1970).

Мы считаем, что подобные общие, доказанные на ряде примеров положения должны находить подтверждение на материале большинства биосистематически достаточно детально изученных групп растений.

Исходя из этого, попытаемся проанализировать в настоящей статье все полученные нами данные по полиплоидному комплексу *Veronica gentianoides* aggr., а также сопоставить их с аналогичными примерами, известными по литературным источникам. Объем статьи вынуждает нас ограничиться обсуждением лишь конечных результатов вскрытых эволюционных тенденций, лежащих в основе прогресса всей системы, ее внутренних филогенетических взаимоотношений и происхождения.

Перейдем теперь к анализу наших данных. О крымско-кавказско-малоазийской *Veronica gentianoides* Vahl еще со времен Буассье, впервые описавшего разновидность var. *latifolia* Boiss. (Boissier, 1879), в ботанической литературе сложилось представление как о вариабельном полиморфном виде. В дальнейшем по мере накопления материалов из различных частей достаточно обширного ареала все исследователи неизменно подчеркивали значительную изменчивость *V. gentianoides* и описывали новые разновидности и формы, отличающиеся от «типа» вида первых авторов. Так, вслед за Буассье, Борнмюллер (Bornmüller, 1904—1905) описал разновидность var. *pontica* Hauskn. et Bornm. по материалам собственных сборов в субальпийском поясе центральной части Понтийского хребта на севере Анатолии. В отличие от господствующей здесь типичной *Veronica gentianoides* разновидность эта обладает округлыми и тупыми листьями, а также очень короткими цветоножками. В примечании к диагнозу Борнмюллер подчеркивает большое разнообразие форм этого вида, осо-

бенно на Кавказе, где преобладают более крупные растения. Произрастание описанной разновидности в Северной Анатолии (Турция) он считает тем более примечательным, что по всей Малой Азии господствует типичная форма этого вида — более субтильное растение меньших размеров с длинно заостренными к верхушке и к основанию узколанцетными листьями (Bornmüller, 1904—1905).

В монографии о крымско-кавказских видах рода *Veronica* Е. Вульф в полном соответствии с утвердившейся точкой зрения подчеркивал, что «*Veronica gentianoides* сильно варьирует в длине стебля, величине и ширине листьев, длине соцветия, окраске цветов в зависимости от высоты места и других климатических и почвенных условий. Толщина листьев и окаймленность их белым краем также различна в зависимости от внешних условий (каких при этом, — замечает Е. Вульф, — мне установить не удалось)». Описанная Буассье форма var. *latifolia*, по мнению Вульфа, «есть несомненно продукт опять-таки внешних условий, ничего строго ограниченного из себя не представляет и связана переходами с типичными формами» (Вульф, 1915 : 81).

Таким образом, на протяжении почти столетия в систематике господствовал «типологический» подход, согласно которому при изучении степени вариабельности особей одного и того же таксона проводилась сравнительная оценка их морфологических отличий от «типа вида», отраженного в первоописании. Поэтому естественно, что исследователи обычно объясняли отклонения особей от «нормы» и их полиморфизм влиянием внешних условий — почвенных, климатических и других. Нам представляется парадоксальным, что подобный подход сохранился до наших дней и, что некоторые ботаники произрастание мелких, часто карликовых форм того же вида рядом с гигантскими объясняли постоянным «вытаптыванием скотом». Напомним, однако, что еще Рёмпп (Römpp, 1928) впервые указал на недостаточность учета только внешних морфологических признаков по гербарным экземплярам многих изменчивых видов у данного рода. По его мнению, необходимы специальные исследования полиморфизма на массовом материале в природе для понимания его сущности и причин.

Необходимость подобных исследований с учетом новейших достижений науки еще убедительнее была обоснована Е. М. Лавренко (1964); он указывает, что наряду с полевыми исследованиями и популяционным анализом необходимо эмбриологическое и кариологическое изучение полиморфных видов и внутривидовых таксонов. Лавренко отмечает, что обычными методами музейной (гербарной) каталогизации невозможно разобраться в таксономии подобных сложных циклов форм. В дальнейшем он (Лавренко, 1973) подтвердил эту точку зрения при анализе обработок М. В. Клоковым некоторых родов флоры Крыма.

В настоящее время подобные исследования ряда групп полиморфных видов растений значительно продвинулись вперед. Так, в результате детального биосистематического изучения ряда представителей европейской флоры Эрендорфер (Ehrendorfer, 1962) обнаружил, что богатство форм и пластичность полиморфных видов *Achillea millefolium* и *A. collina* могут быть обусловлены их возникновением путем гибридизации и аллополиплоидии. Он считает, что гибридизация в генезисе среднеевропейской флоры имеет значительно большее значение, чем предполагалось до последнего времени. Эрендорфер приходит к выводу, что гибридизация и аллополиплоидия в качестве механизмов конвергентной эволюции способствуют более быстрому формированию нового биотипа, предпосылки которого были заложены в исходных группах, чем это возможно на основе новообразования биотипов посредством дивергентной «мутативной дифференциации». Формообразование и развитие во времени и в пространстве подобных групп является очень сложным и не может быть выяснено классическими таксономическими методами. Поэтому, заключает Эрендорфер, необходим критический, детальный современный биосистематический анализ многих подобных «кругов форм» (Formenkreise), обычно представляющих собой очень гетерогенные смеси (Ehrendorfer, 1962).

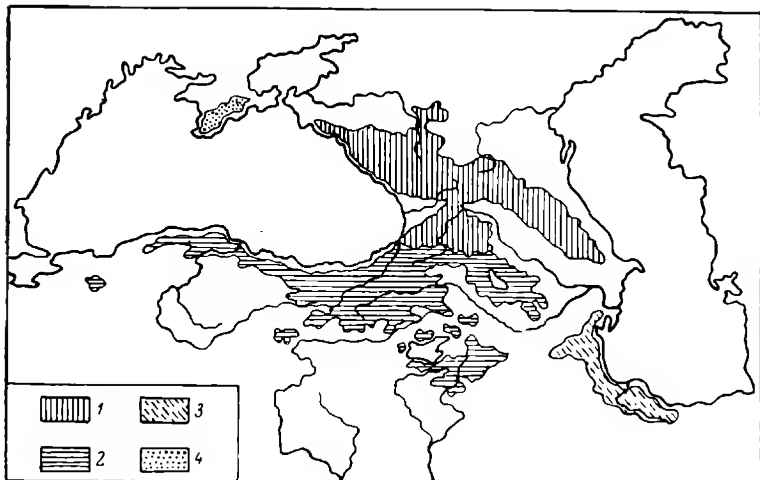
Подобное заключение Эрендорфера полностью может быть отнесено и к объекту наших исследований *V. gentianoides*, о которой после Буассье и Вульфа накопилась большая литература. Даже беглый обзор ее (Тумаджанов, Беридзе, 1969) убеждает в том, что все последующие авторы не выходили за рамки традиционных методов морфологических описаний и вследствие этого не вносили ничего принципиально нового в познание истинной природы полиморфного цикла, объединяемого под названием *Veronica gentianoides*. К этому следует добавить, что до начала наших исследований, по данным Хубер (Huber, 1927), *V. gentianoides* считалась гексаплоидным видом с основным числом $x=8$ и соматическим числом хромосом $2n=48$.

Только в результате предпринятого нами с 1969 г. массового определения хромосомных чисел у образцов из различных популяций *V. gentianoides* со всех высотных ступеней их распространения на Малом и Большом Кавказе удалось установить, что изучаемая группа представляет собой очень сложный полиплоидный комплекс, отдельные географические подразделения которого прошли различные эволюционные преобразования. Наши предыдущие публикации далеко не исчерпывают результаты проведенных нами исследований популяционной структуры и филогенетических взаимоотношений географических подразделений полиплоидного комплекса *V. gentianoides*, а также проблему его происхождения (по которой мы еще не высказывались). Поэтому необходима более развернутая аргументация, особенно по тем вопросам, которые не укладываются в рамки традиционных взглядов.

Мы имеем в виду в первую очередь проблему вторичных основных чисел, установленных нами и для комплекса *V. gentianoides*, относительно которой в предыдущих публикациях (Тумаджанов и др., 1972, 1975) приведены исчерпывающие ссылки на многочисленные работы зарубежных авторов от Тишлера (Tischler, 1954) до Джонса (Jones, 1970).

В новейшей отечественной литературе много интересных фактов по этой проблеме приведено Н. А. Чуксановой (1974). На основе анализа обширного материала ею сделан вывод, что события, происходящие в эволюции вида, прежде всего отражаются на числе хромосом. В связи с этим обнаружено, что многие существующие в настоящее время виды являются вторичными полиплоидами, а истинное основное число хромосом, характерное для их исходных форм, меньшее, чем это показывает сравнение чисел хромосом с другими видами изучаемого рода. Чуксанова наряду с другими приводит пример с родом *Solanum*, виды которого образуют четкий полиплоидный ряд; в основе его наименьшее гаплоидное число $x=12$. А между тем в результате детальных кариологических исследований гибридных форм и анализа их мейоза оказалось, что наиболее вероятное исходное основное число в роде *Solanum* равно 6. Тем самым, заключает автор, существующие в настоящее время виды *Solanum* можно считать вторичными полиплоидами, образующими собственный полиплоидный ряд.

Аналогично этому изучаемый нами комплекс *V. gentianoides* aggr. состоит из вторичных диплоидных и тетраплоидных форм ($2n=24$ и 48), которые составляют основную массу в смешанных популяциях субальпийского пояса Большого Кавказа в центре современного наибольшего разнообразия этого комплекса. Как пишет Майр (1974 : 257), «. . . между центральной и периферической частями видового ареала существует огромное экологическое различие. Вид обычно находится в экологическом оптимуме вблизи центра своего ареала. Здесь физическая среда настолько благоприятна, что вид может, так сказать, производить экологические эксперименты и занимать различные субниши, которые были бы для него непригодны при менее благоприятных условиях, существующих на периферии ареала». Развивая это положение, Майр заключает, что «генный полиморфизм также бывает наибольшим в центральных популяциях, а в периферических популяциях часто сменяется мономорфизмом» (Майр, 1974 : 258).



Ареалы комплекса *Veronica gentianoides* aggr.

1 — ареал комплекса *V. gentianoides* на Большом Кавказе и в смежных лесных районах Северного Закавказья. x=12 (2n=24, 48, 72); *2* — ареал комплекса *V. gentianoides* в Малой Азии и примыкающих районах Южного Закавказья. x=8 (2n=16, 32, 48, 64, 80); *3* — изолированная часть ареала комплекса *V. gentianoides* в Талыше и Северном Иране (хребет Эльбурс); *4* — изолированная часть ареала комплекса *V. gentianoides* в горах Крыма.

Общие закономерности генэкологической популяционной структуры, сформулированные Майром, находят подтверждение в комплексе *V. gentianoides* aggr. как в Малоазийской части его ареала, так и на Большом Кавказе, где эволюционные преобразования исходных таксонов протекали различными путями и в разное время. В результате возникли различные конечные звенья эволюционной цепи, что мы попытались частично отобразить на новой карте общего ареала комплекса *V. gentianoides* (см. рисунок).

В статье, посвященной проблемам и перспективам эволюционных исследований высших растений, Стеббинс (Stebbins, 1972) подчеркнул, что при этом необходимо учитывать популяционную структуру видов. Анализируя достигнутые результаты, он указал, что варьиронание в популяциях часто происходит на уровне, свойственном семействам и другим более высоким систематическим категориям. В связи с этим, по его мнению, можно предполагать сочетание различных генетических матриц в одних и тех же популяциях видов, находящихся в стадии активных эволюционных преобразований.

Положения, сформулированные Стеббинсом и разделяемые многими современными эволюционистами, умножают значимость вскрытого нами нового этапа прогрессивной эволюции полиплоидного комплекса *V. gentianoides*. Они подтверждают реальность установленных нами в этом комплексе двух основных чисел хромосом и соответствующих им матриц двух полиплоидных рядов — первичного на основе x=8 и вторичного — на основе x=12, совмещенных нередко в одних и тех же популяциях. Такие популяции преимущественно расположены в центре (фокусе) современных эволюционных преобразований комплекса — в высокогорьях Большого Кавказа.

Подведем теперь некоторые предварительные итоги наших исследований. Наиболее трудно разрешим вопрос о родичах эндемичной малоазийско-крымско-кавказской *V. gentianoides*, таксономически обособленной в системе рода и включающей целый ряд выделенных впоследствии «новых» видов со всем разнообразием вариаций и форм, описанных систематиками. Хубер (Huber, 1927) провела цитологическое изучение этого полиморфного вида. Ею были высказаны некоторые соображения об его ближайших сородичах, использованных ею как вспомогательный сравнительный материал для суждения о *V. gentianoides*. Она отмечает, что по общему габитусу *V. gentianoides* связана с группой корсиканско-пиренейской *V. goua-*

nii Moretti (=*V. ponnae* Gouan), с которой ее сближают в качестве родственного вида. Для проверки этого мнения Хубер исследовала большой материал по *V. gouanii*. Несмотря на ряд трудностей (мелкие хромосомы и др.), ей удалось все же выяснить, что вид этот имеет 16 хромосом в соматическом наборе. Установив большее число хромосом у *V. gentianoides*, она в то время подчеркнула, что этот кавказско-малоазийский вид от других видов родственной группы отличается более крупными размерами, которые, возможно, указывают на полиплоидию. Однако наряду с рослыми типами, к которым принадлежал исследованный ею экземпляр из Лейпцигского ботанического сада, в ареале распространения вида имеются и карликовые формы.

Хубер уже тогда считала, что большой интерес представляют дальнейшие исследования хромосом для выяснения соотношений между карликовыми и гигантскими формами этого вида. По сравнению с другими представителями секции *Veronicastrum* установленное для *V. gentianoides* число 2n=48, по ее мнению, является повышенным, полиплоидным. Для подтверждения своего предположения Хубер указала, что вид *V. fruticans* той же секции, имеющий 2n=16, относится к исходной группе секции и занимает доволвно обширный ареал, в то время как *V. gouanii* и *V. gentianoides* обладают ограниченными ареалами. В итоге Хубер пришла к выводу, что наличие у *V. gouanii* числа 2n=16 свидетельствует о том, что этот вид является исходным и имеет больший возраст, а *V. gentianoides* по числу хромосом и другим отличительным признакам представляет более молодой, производный тип.

Несмотря на эти указания, о *Veronica gentianoides* в литературе утвердилась репутация, хотя и вариабельного, но исключительно гексаплоидного вида с 2n=48 и основиым числом x=8. Этому в значительной мере способствовали результаты всех последующих кариологических исследований, проводившихся на немногих экземплярах и неизменно повторявших уже известные данные, вошедшие в главные справочники (Darlington, Wylie, 1955; и др.). Необходимо выделитв работу Н. Г. Афанасьевой и Л. З. Мешковой (1961). Они приходят к выводу, что в филогении рода следует различать четыре типа хромосомных отношений, которым, возможно, соответствуют четыре ветви эволюции видов. К интересующей нас первой ветви относится ряд видов (в том числе изучаемая нами *V. gentianoides*) с числом хромосом кратным восьми; по мнению указанных авторов их эволюция протекала путем увеличения этого основного числа. Материалы нашего исследования, особенно установленное нами полиплоидное повышение основного числа в этой группе до x=12, хорошо увязываются с выводами авторов цитируемой статьи.

Наши обширные кариологические исследования, проводимые на массовом материале из природных популяций различных регионов и высотных поясов общего ареала *V. gentianoides* Vahl aggr. выявили не толвко повышение основного числа хромосом, но и популяционную структуру этого сложного полиплоидного комплекса, состоящего из филогенетически и географически различных подразделений. Беря за основу результаты наших исследований и принимая во внимание некоторые соображения Хубер, попытаемся дать первый эскиз общей картины, отражающей историю становления и последующего развития полиплоидного комплекса в целом. Напомним, что описано немало полиплоидных комплексов, диплоидные предки которых утеряны и, по выражению Фаварже (Favarger, 1961), являются гипотетичными. Тем не менее в отношении *V. gentianoides* Vahl aggr. с большой степенью достоверности можно считать, что x=8 и 2n=16 предковых форм предшествовало современному усложнению системы полиплоидного комплекса. Его зарождение мы снязываем с петрофитной островной флорой, заселявшей в послемиоценовое время низкогорные острова, возникавшие в той части древнего Тетиса, на месте которого простираются ныне горы Малой Азии, Кавказа и Крыма. Анцестральные предки секции *Veronicastrum*, заселявшие в составе этой флоры известняковые скалистые низкогорья, первоначально включали ряд малодиффе-

ренцированных форм исходного диплоидного уровня. В результате взаимодействия этих форм, благодаря слиянию прежде изолированных островных популяций формируется, хотя и примитивный, но уже достаточно дифференцированный сингамеон, обладавший значительной генетической гетерозиготностью благодаря периодической изоляции и слиянию популяций. Это отмечал и Стеббинс (Stebbins, 1969), указывая, что наиболее быстро и результативно формообразование идет при смене циклов гибридизации и изоляции популяций. Очевидно, в предыстории возникновения современного полиплоидного комплекса *V. gentianoides* лежал процесс многократного поочередного смыкания и изоляции островных популяций, что полностью согласуется с данными геологической истории кавказско-малоазийской суши, возникавшей на месте деградировавшего моря Тетис. Не подлежит сомнению, что и современные виды *V. gouanii* и *V. fruticans* также являются производными подобного исходного «круга форм», дальнейшая судьба потомков которого сложилась различно в связи с существенными палеогеографическими преобразованиями в области древнего Средиземья.

С одной стороны, мы имеем формы, дошедшие до наших дней в «застывшем», законсервированном виде, оставшиеся на первоначальном, диплоидном уровне (2n=16) их общего предка, — это *V. gouanii* и *V. fruticans*. С другой стороны — это полиплоидный комплекс *V. gentianoides*, претерпевший в пределах своего ареала распространения сложные и разносторонние эволюционные процессы и представленный ныне несколькими филогенетическими ветвями (см. рисунок).

Это прежде всего малоазийско-южнозакавказская ветвь, которая закончила свое развитие, достигнув гексаплоидного уровня, возникшего на основе взаимодействия анцестральных диплоидных форм с основным числом x=8. Широкие адаптивные возможности полиплоидии способствовали распространению гексаплоидной вероники на кислых торфянисто-луговых почвах вулканических гор и нагорий Малой Азии, где современные популяции этой расы отличаются фенотипической выровненностью и генотипическим мономорфизмом (закрепленным псевдогамией), особенно выраженным на верхнем пределе распространения в верхнеальпийском и субнивальном поясах. Наблюдая природные популяции на вершинах вулканических гор Армении (Арагац, Гегамский хребет), мы пришли к выводу об эволюционном застое гексаплоидной вероники. Это становится особенно очевидным при сравнении ее с невероятным разнообразием вероник, сложной структурой и гетероморфизмом популяций в высокогорьях Большого Кавказа. К этому заключению привели нас результаты детального анализа популяций комплекса *V. gentianoides* на Малом Кавказе (Тумаджанов и др., 1972).

Вторая филогенетическая ветвь, связанная с горными хребтами системы Большого Кавказа (см. рисунок), также резко обособлена территориально и по характеру эволюционных процессов. Претерпев сложные явления генетического «омоложения», сопровождавшегося переходом на новый уровень с более высоким основным числом хромосом x=12, популяции вероник во многих своих звеньях и ныне находятся здесь в состоянии бурно протекающих эволюционных преобразований. Майр (1974 : 364) пишет, что «потенциально видообразование представляет собой процесс эволюционного омоложения, способ избежать слишком жесткой системы генетического гомеостаза». И далее: «Если эта генетическая „встряска“ достаточно сильна, она может положить начало цепной реакции — генетической революции. . . Таким образом, генетическая цепная реакция может дать начало эволюционной цепной реакции».

В нашем случае наиболее убедительным доказательством такой генетической «встряски», положившей начало новой эволюционной вспышке, является переход данной филогенетической ветви на новый уровень с вторичным основным числом x=12. Здесь налицо бурно протекающие процессы вторичной полиплоидизации с совмещением возникающих тетраплоидов (2n=48) в одних популяциях с исходными диплоидами (2n=24).

В экологически краевых зонах распространения комплекса в субнивальном поясе характерен противоположный процесс — экотипическая дезинтеграция диплоидных популяций с достижением отдельными ее экотипами самостоятельного популяционно-видового уровня (Тумаджанов и др., 1975).

Консервирующая роль горных массивов способствовала здесь сохранению анцестральной тетраплоидной расы с 2n=32. Это хорошо известное в ботанико-географической литературе явление и, как пишет Фаварже (Favarger, 1961), оно также касается локализации и сохранения человеческих рас и наречий. Вместе с тем анцестральная тетраплоидная раса не изолирована генетически от вторичных тетраплоидов; наоборот, она представляет собой тот уровень плоидности, на базе которого возникает аллополиплоидия и, следовательно, имеет место генный обмен между двумя полиплоидными рядами — анцестральным (на основе x=8) и вторичным (на основе x=12). Можно указать, в частности, на весьма обычную на Большом Кавказе декаплоидную веронику (с 2n=80), возникающую в результате взаимодействия двух тетраплоидных рас с последующей амфидиплоидией.

Как показано нами (Тумаджанов и др., 1975), смешанные диплоидно-тетраплоидные популяции вторичного ряда полиплоидизации достигли на Большом Кавказе огромного прогресса. Это выражается в безраздельном господстве таких популяций в высокогорьях, особенно в субальпийском поясе, в их генетическом полиморфизме и связанном с этим разнообразием занимаемых ими экологических ниш. Совершенно очевидно, что в основе данного полиморфизма лежит разнообразие исходных диплоидных геномов, и это доказано сравнительным анализом кариотипов некоторых диплоидных и производных тетраплоидных рас (Беридзе, Погосян, 1974).

Майр (1974 : 352), ссылаясь на Льюиса (Lewis, 1962), пишет, что «видообразование у растений часто сходно с видообразованием у животных; оно также включает быстрый процесс видообразования на диплоидном уровне в периферических популяциях и катастрофический отбор в экологически краевых популяциях». Подобный процесс детально описан нами с указанием на политопность и на все переходы от исходных биотипов — компонентов полиморфных неспециализированных популяций — к краевым экотипам, достигшим самостоятельного популяционно-видового уровня (Тумаджанов и др., 1975).

В очень важной для биосистематики работе Валентайна и Лёве (Valentine, Löve, 1958) подчеркивается, что фундаментальное значение приобретает установление понятия вида, которое должно быть понятым как таксономистами, так и биосистематиками. Авторы приводят пример двух популяций, способных обмениваться генами, и в этом случае, пишут они, биосистематик отнесет их к одному и тому же экотипу. Но если внутренние барьеры в обмене генами создают несовместимость, или гибриды оказываются бесплодными, то тогда популяции эти будут отличными эковидами. Это определение, по мнению авторов, очевидно, является простым, обеспечивающим объективный критерий вида, может быть проверено экспериментально, и в то же время оно имеет биологическое значение, так как обозначает некоторую стадию в процессе эволюционной дивергенции популяций. Вид же у признанных таксономистов, наоборот, в первую очередь определяется в терминах морфологических. Поэтому стандартная таксономическая процедура состоит в том, что если образцы (или популяции) обладают достаточной степенью морфологических различий, и особенно если они расходятся по некоторым признакам, которые признанные таксономисты рассматривают как более важные, чем другие, то они автоматически относятся к различным видам (Valentine, Löve, 1958). Во всех случаях, продолжают авторы, интерес биосистематики сосредоточивается не столько на классификации, сколько на эволюционных аспектах положения популяций.

Мы полностью согласны с авторами в вопросе о необходимости раз-

личать стадии эволюции популяций, так как это самое распространенное явление, хорошо прослеживаемое, например, и на популяциях комплекса *V. gentianoides*. Описанная нами экотипическая дезинтеграция в субнивальном поясе Большого Кавказа не всегда легко укладывается в представление об уже сформировавшихся дочерних видах (например, *V. schistosa*), так как некоторые популяции представляют собой всего лишь начальные звенья перехода от экотипа к эковиду.

Анализ в этом аспекте различных направлений дивергенции популяций комплекса *V. gentianoides* делает совершенно очевидным тот факт, что совпадение соматических чисел хромосом, например 2n=48, в различных географических и филогенетических подразделениях данного комплекса, еще не означает ни их прямого родства, ни одинаковой истории происхождения, ни экологического положения в популяциях. Все эти моменты мы попытались отобразить на приводимой карте, составленной с учетом основных результатов наших детальных биосистематических исследований в различных частях ареала комплекса *V. gentianoides* aggr.

Показанное на карте разделение на различные пространственно локализованные филогенетические ветви тесно связано с палеогеографическими особенностями отдельных территорий. Так, в Малой Азии и прилегающих районах южного Закавказья преобладала роль древнего вулканизма, усилившегося в четвертичную эпоху, когда окончательно сформировался высокогорный рельеф этой территории; это вызвало разобщение малоазийской гексаплоидной вероники на ряд изолированных островных популяций, приуроченных к более увлажненным вершинам вулканических гор и хребтов, склоны и подножия которых заняла степная и полупустынная растительность. Адаптивная радиация в данной филогенетической ветви пошла по пути криофильной эволюции и по сравнению со своими диплоидными предками — петрофитами известняковых низкогорий современная гексаплоидная вероника прошла значительный эволюционный путь к освоению кислых торфянисто-луговых почв вулканических высокогорий.

В этой связи наше заключение полностью согласуется с мнением Майра (1974 : 376) о том, что «колонизирующий организм, пересекший существующую в данный момент границу вида, часто не способен отыскать биотоп или экологическую нишу, эквивалентную тем, которые он покинул. Он не сможет закрепиться, если окажется не в состоянии изменить свои экологические потребности или свою нишу. Чтобы понять такое изменение, нужно осознать, что данный вид не обязательно обладает типологически фиксированными „требованиями“ к условиям среды». По существу, заключает Майр, экологии данного вида как таковой не существует.

Таким образом, в Малой Азии эволюция на основе полиплоидии представляется нам древним процессом, конечным звеном которого является гексаплоидная раса, широко распространенная в высокогорьях по всей северо-восточной части внутренней Малой Азии. Сравнительный кариоморфологический анализ показал несомненно аллополиплоидную природу гексаплоидной малоазийской вероники с 2n=48, возникшей в результате взаимодействия ныне исчезнувших предковых диплоидных форм с основным числом x=8 на ранних этапах становления всей системы полиплоидного комплекса (Тумаджанов и др., 1972, 1974).

Тетраплоидная раса филогенетической ветви вероники Большого Кавказа, также обладающая соматическим набором хромосом 2n=48, но перманентно возникающая на основе вторичного основного числа x=12 в смешанных диплоидно-тетраплоидных популяциях «in statu nascendi», имеет совсем другое происхождение и иную, более молодую филогенетическую историю. Она может служить хорошим примером внутрипопуляционной полиплоидии, и благодаря генетической рекомбинации произрастающих здесь же исходных диплоидных форм с 2n=24 тетраплоидные растения отличаются большой вариабельностью по многим признакам.

Фаварже (Favarger, 1961) считает, что присутствие в определенном районе многочисленных хромосомных рас одного и того же вида свиде-

тельствует о недавнем их появлении. В частности, большое количество хромосомных рас в Альпах и Центральной Европе, произрастающих в смешанных популяциях с исходными диплоидами, по его мнению, следует связывать с ледниковым периодом. Он указывает при этом, что если их рассматривать как виды, мы не сможем оценить события во времени, а следовательно, понять происхождение альпийской флоры в целом, ее историю и генезис отдельных ее элементов.

Эти высказывания Фаварже полностью отображают картину, которую можно наблюдать ныне на Большом Кавказе, где вторичную полиплоидизацию мы также связываем с верхнеплейстоценовым оледенением. Таким образом, две основные филогенетические ветви развития полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* aggr. — малоазийско-южио-закавказская и ветвь Большого Кавказа — связаны с различными палеогеографическими событиями и развивались в разное время.

Развитие первой ветви — малоазийской определялось древним вулканизмом и связанным с ним горообразованием, а второй — более молодым явлением — верхнеплейстоценовым оледенением. Невозможно предполагать, что эволюция могла происходить одинаково в таких горных областях, как Малая Азия и горы Большого Кавказа, столь отличающихся друг от друга по геологической истории, по петрографическому составу горных пород и по климатическим особенностям. Это подтверждается многочисленными примерами видового и расового викаризма ряда высокогорных растений, хотя и происходящих от одних и тех же предковых форм, но возникших и развивавшихся на различных высокогорьях (Федоров, 1952).

Как видим, в эволюции полиплоидного комплекса *V. gentianoides* aggr. процесс тетраплоидизации возникал дважды. Первый раз — на начальном этапе становления комплекса на базе анцестральных предков с основным числом $x=8$, с достижением тетраплоидного ($2n=32$) и гексаплоидного ($2n=48$) уровней. В этой филогенетической ветви тетраплоидная вероника не заняла ведущего положения и оптимальной оказалась гексаплоидная раса, господствующая ныне в горных районах Малой Азии и прилегающих территориях Южного Закавказья. Второй, значительно более поздний этап, связан уже с переходом на новый уровень с основным числом $x=12$. Массово возникающая и ныне на этой основе тетраплоидная вероника с $2n=48$ является оптимальной в филогенетической ветви полиплоидного комплекса на Большом Кавказе. В отличие от анцестрального тетраплоида прогрессивная эволюция полиплоидного комплекса связана с процветающим в высокогорьях Большого Кавказа вторичным тетраплоидом, а изредка возникающая в этих условиях гексаплоидная раса с $2n=72$ представлена маложизненными растениями со слабым стеблем, пониженной фертильностью или полностью стерильными.

В этой связи уместно сослаться на японского ученого Оно (1973), посвятившего монографию объяснению генетических механизмов прогрессивной эволюции. Его основная идея заключается в признании тетраплоидии самым эффективным способом достижения наиболее выгодного уровня дупликации генов. Он утверждает, что многие группы животных (рептилии, птицы и млекопитающие) на более ранних стадиях своей эволюции более чем дважды проходили стадию тетраплоидизации, которая, например, у предков млекопитающих только на втором этапе привела к тетраплоидной прогрессивной эволюции. Оно (1973) приходит к выводу, что полиплоидия в эволюции позвоночных сыграла такую же важную роль, как и в эволюции высших растений.

В предыдущих публикациях подчеркивалось, что на первый план нашего исследования выдвинуто изучение природных популяций и установление популяционной структуры комплекса *V. gentianoides* Vahl aggr. по возможности для всех частей его ареала. Мы считали бы свою задачу выполненной, если бы настоящая статья приблизила решение поставленных вопросов и послужила стимулом для расширения подобных исследований с привлечением других объектов кавказской флоры. В подтверждение

наших взглядов в заключительной главе очерка учения о популяции, авторы Н. В. Тимофеев-Ресовский и др. (1973) приходят к общему выводу о необходимости широкого проникновения популяционных исследований в практику современной систематики. По их мнению, только на этом пути возможно решение большинства как теоретических, так и практических проблем, встающих перед современной систематикой, и, в частности, построение действительно эволюционной филогенетической системы живых организмов.

Возвращаясь к объекту наших исследований, подчеркнем еще раз, что многие своеобразные черты, присущие полиплоидному комплексу *V. gentianoides* aggr., не всегда становятся понятными сразу, особенно для лиц, не наблюдавших и не изучавших все эти явления в природе. Очевидно, при изучении эволюции растений в связи с полиплоидией всегда следует помнить положение высказанное Фаварже (Favarger, 1967), которое он считает наиболее важным выводом, вытекающим из его многолетних наблюдений в природе, что полиплоидия в каждом отдельном случае должна быть увязана прежде всего с собственной историей изучаемой группы, не всегда укладывающейся в общепринятые каноны.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева Н. Г., Л. З. Мешкова. (1961). Применение кариогеографического исследования к филогении рода *Veronica* L. Бот. ж., 46, 2. — Беридзе Р. К. (1972). К изучению мейоза и микроспорогенеза у *Veronica gentianoides* Vahl. Бот. ж., 57, 12. — Беридзе Р. К., А. И. Погосян. (1974). К изучению природы автотетраплоидов у некоторых представителей дикой и культурной флоры. Сообщ. АН ГрузССР, 78, 3. — Вульф Е. В. (1915). Крымскокавказские виды р. *Veronica* L. и значение их для истории флоры Кавказа. Тр. Тифлисск. бот. сада, 15. — Давиташвили Л. Ш. (1968). Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Лавренко Е. М. (1973). Определитель высших растений Крыма. (Рецензия), Бот. ж. 58, 3. — Майр Э. (1974). Популяции, виды и эволюция. М. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.—Л. — Тимофеев-Ресовский Н. В., А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. (1973). Очерк учения о популяции. М. — Туманджанов И. И., Р. К. Беридзе. (1969). О видообразовании в ряде *Gentianoides* Boris. рода *Veronica* L. Бот. ж., 54, 11. — Туманджанов И. И., Р. К. Беридзе, А. И. Погосян. (1972). Опыт анализа популяций *Veronica gentianoides* Vahl по профилю гор Малого Кавказа. Бот. ж., 57, 12. — Туманджанов И. И., Р. К. Беридзе, А. И. Погосян. (1974). О 48 хромосомном цитотипе *Veronica gentianoides* с Малого Кавказа. Сообщ. АН ГрузССР, 75, 2. — Туманджанов И. И., Р. К. Беридзе, А. И. Погосян. (1975). Дифференциация популяций и эволюция полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl aggr. на Большом Кавказе. Бот. ж. 60, 8. — Федоров Ан. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. В кн.: Матер. по четвертичн. периоду СССР. М.—Л.— Чуксанова Н. А. (1974). Полиплоидия и видообразование у растений. В кн.: Теорет. и практич. проблемы полиплоидии. М. — Boissier E. (1879). — Flora orientalis, 4. — Bornmüller J. (1904—1905). Novitae Florae Orientalis. Mitteil. Thuring. Bot. Vereins. Neue Folge, 20. — Darlington C. D., P. A. Wylie. (1955). Chromosome atlas of flowering plants. London. — Ehrendorfer F. (1962). Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropaischen Flora und Vegetation. Berichte der Deutsch. Bot. ges., 75, 5. — Favarger C. (1961). Sur L'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique. Berich. geobot. Forsch. Inst. Rübel, 32. Zürich. — Favarger C. (1967). Cytologie et distribution des plants. Biol. Rev. Cambridge. Philos. Sociac, 42, 2. — Huber E. (1927). Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. Jahrbuch für wissenschaft. Botanic, 66, 3. — Jones K. (1970). Chromosome changes in plant evolution. Taxon, 19, 2. — Larsen K. (1972). Studies in the Genus *Globba* in Thailand. Notes from Royal Bot. Garden Edinburgh, 31, 2. — Lim Siew-Ngo. (1972). Cytogenetics and taxonomy of the Genus *Globba* (*Zingiberaceae*) in Malaya. Notes Royal Bot. Garden, Edinburgh, 31, 2. — Römpp H. (1928). Die Verwandtschäftsverhältnisse in der gattung *Veronica*. Feddes Repertorium. Beihefte 50, 172. — Stebbins G. L. (1969). The significance of hybridization for planttaxonomi and evolution. Taxon, 18, 1. — Stebbins G. L. (1970). Biosystematics: an avenue towards understanding evolution. Taxon, 19, 2. — Stebbins G. L. (1972). Research on the evolution of higher plants, problems and prospects. Canad. J. genet. a. cytol., 14, 3. — Tischler G. (1954). Das Problem der Chromosomenzhalen bei den Angiospermen Gattungen

und Familien. Cytologia, 19, 1. Tokyo. — V a l e n t i n e D. H., L ö v e A. (1958). Taxonomic and biosystematic categories. Brittonia, 10, Publ. by New York. Bot. Garden.

Институт ботаники
АН Грузинской ССР,
Тбилиси
и
Ботанический институт
АН Армянской ССР,
Ереван.

Получено 15 XII 1976.

SUMMARY

In this article the role of the secondary basic number x=12 in the progressive evolution of the polyploid complex *Veronica gentianoides* aggr. is considered.

The phylogenetic relationships of the separate evolutional branches of this complex, conciding with the geographical divisions, are analysed. The distinctive peculiarities of the populational structure in Asia Minor and Caucasus parts of the area are shown.

This is expressed, in particular, in the domination of the monomorph populations of the hexaploid race (2n=48; x=8), formed on the basis of the initial ancestors, and the domination in the Big Caucasus of the secondary diploid (2n=24; x=12), mass tetraploidization on this basis (2n=48) and the formation of the mixed diploido-tetraploid polymorph populations.

Considering the geological history ot fhe Caucaso-Asia Minor land, the problem of the establishing of the complex is discussed, starting from the initial diploid ancestors (on the basis x=8), inhabiting the island low mountains of the degradating ancient Tetis, up to the modern complicated structure of the polyploid complex, which had occupied the new adaptive zones of the alpine and subnivale mountain belt.

УКД (23.071)(47+57)531.8

П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов

ВЕРХНЯЯ ГРАНИЦА ЛЕСА В ГОРАХ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ СССР И ЕЕ ДИНАМИКА

P. L. GORCHAKOVSKY, S. G. SHIYATOV. THE UPPER FOREST LIMIT IN THE MOUNTAINS OF THE BOREAL ZONE OF THE U.S.S.R. AND ITS DYNAMIC

В пределах бореальной зоны выделяются следующие крупные подразделения верхних границ леса по физиономическим признакам: а) с доминированием летнезеленых лиственных; б) с доминированием летнезеленых хвойных и в) с доминированием вечнозеленых хвойных деревьев. Обосновывается расчленение высокогорий бореальной зоны по составу основных физиономических типов верхней границы леса на 3 сектора: 1) западный (атлантический) умеренно-континентальный с океаническими влияниями (криволесья из *Betula tortuosa*); 2) центральный (сибирский) резко континентальный (редколесья из *Larix sibirica*, *L. sibirica* var. *sukaczewii* и *L. dahurica*) и 3) восточный (тихоокеанский) муссонный (редкостойные леса из *Betula ermanii*). Рассматриваются динамические тенденции верхнего рубежа лесов в связи с циклическими колебаниями климата.

Верхняя граница леса — один из важных ботанико-географических рубежей, привлекающих в последнее время все большее внимание исследователей. Характер верхней границы леса, как и характер высотной поясности, зависит прежде всего от положения данной горной страны в системе горизонтальной зональности растительности. Бореальная (хвойно-лесная, таежная) зона — наиболее широкая из зон растительности, представленных в СССР. Она охватывает приблизительно 51% территории страны. В пределах этой зоны находится ряд более или менее крупных горных массивов с безлесными вершинами, где выражен верхний предел лесов (рис. 1).

Верхние границы леса в бореальной зоне следует подразделить на две большие группы: естественные и антропогенные. В пределах первой группы в зависимости от основных лимитирующих факторов необходимо различать следующие экологические типы верхних границ леса: климатический (с подразделением на термический и ветровой), эдафический и лавинный. В этой статье мы сосредоточили внимание на естественных и главным образом климатически обусловленных верхних границах леса, так как они представляют наибольший интерес для выяснения общих ботанико-географических закономерностей и динамики верхнего рубежа лесной растительности.

ФИЗИОНОМИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА

В пределах бореальной зоны состав и другие особенности лесов, выходящих на верхний предел, сильно варьируют, что дает основание выделить несколько физиономических типов верхней границы леса.

В Хибинских горах верхняя граница леса проходит на высоте 300—600 м над ур. м.; представлена березовыми криволесьями из *Betula tortuosa* и реже *B. kusmisscheffii*, которые образуют сравнительно узкий пояс (не шире 40—50 м по вертикали). Небольшую примесь составляют кустовидные экземпляры *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*. Высота дре-

весного яруса — до 4—6 м, диаметр стволиков — до 6—12 см, сомкнутость крон — 30—40%. В кустарниковом ярусе произрастают *Sorbus glabrata*, *Juniperus sibirica*, *Betula nana*, в кустарничково-травяном — *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Deschampsia flexuosa*, *Solidago virgaurea*; в мохово-лишайниковом ярусе — *Cetraria islandica*, *Cladonia elongata*, *C. rangiferina*, *C. mitis*, *Lophozia lycopodioides*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* (Миняев, 1963). Преобладают ассоциации с доминированием *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus* или *V. uliginosum*.

На западном склоне Полярного (южная часть), Приполярного и Северного Урала, отличающемся более мягким и теплым климатом, более обильными атмосферными осадками, на верхнем пределе лесов преобладают криволесья *Betula tortuosa* (Горчаковский, 1975). Высота деревьев 4—8 м, диаметр 10—12 см, сомкнутость крон 40—50%. Ярус кустарников образуют *Juniperus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Betula nana*, *Salix glauca*, *S. arbuscula*. Травяно-кустарничковый ярус — *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Deschampsia flexuosa*, *Geranium albiflorum*, *Veratrum lobelianum*, *Anemone biarmiensis*, *Trollius europaeus*, *Viola biflora*, *Cirsium heterophyllum*, *Calamagrostis langsdorffii* и др. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *H. pyrenaicum*, *Cladonia alpestris*, *C. fimbriata*. Преобладают ассоциации с доминированием *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* или разнотравья.

В более южных районах западного склона Урала местами верхнюю границу леса образуют мелколесья из *Picea obovata* и *Pinus sibirica*.

В состав древостоя мелколесий с доминированием *Picea obovata* входят также *Betula tortuosa* и *Abies sibirica*. Сомкнутость крон 30—70%, высота деревьев 5—7 м, диаметр 12—18 см. Кустарниковый ярус: *Rubus idaeus*, *Sorbus sibirica*, *Juniperus sibirica*. В травяно-кустарничковом покрове: *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis obtusata*, *C. arundinacea*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Polygonum bistorta*, *Aconitum excelsum*, *Dryopteris austriaca*, *Pleurospermum uralense* и др. Моховой покров — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum congestum*, *Polytrichum commune*.

В мелколесьях с доминированием *Pinus sibirica* высота деревьев 6—11 м, диаметр около 20 см, сомкнутость крон 20—25%. Кустарниковый ярус слагают *Juniperus sibirica*, *Sorbus sibirica* и др. Травяно-кустарничковый покров состоит из *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctous alpina*, *Festuca supina*, *Rubus saxatilis* и др. В мохово-лишайниковом покрове — *Hylocomium splendens*, *Plcurozium schreberi*, *Peltigera aphthosa*, *Nephroma arcticum*.

Очень редко небольшими участками на верхнем пределе леса встречаются мелколесья с доминированием *Abies sibirica*.

Восточный склон Уральских гор в отличие от западного характеризуется более суровым континентальным климатом. Здесь на верхнем пределе леса преобладают редколесья с доминированием *Larix sibirica* var. *sukaczewii*. Высота деревьев 4—11 м, диаметр 6—10 см, сомкнутость крон 20—30%. В кустарниковом ярусе: *Betula nana*, *Salix glauca*, *S. arbuscula*, *S. phylicifolia*, *Ledum palustre*, *Rosa acicularis*. Травяно-кустарничковый ярус: *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca supina*, *Polygonum bistorta*, *Calamagrostis lapponica*, *Hierochloë alpina*, *Valeriana capitata*, *Luzula wahlenbergii*, *L. confusa*, *Deschampsia flexuosa*, *Anthoxanthum alpinum*, *Veratrum lobelianum*, *Pachypleurum alpinum*, *Juncus trifidus* и др. В мохово-лишайниковом ярусе: *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *Dicranum congestum*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia amaurocraea*. Преобладают ассоциации с доминированием *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Betula nana*.

В южной части Северного Урала на каменистых склонах верхняя граница леса на отдельных участках образована мелколесьями из *Pinus sibirica*.

В горах П у т о р а н а, большая часть которых находится в подзоне северной редкостойной тайги, верхний предел лесов образован лиственничными редколесьями (доминант — *Larix dahurica*), он проходит на высоте 500—700 м над ур. м. В кустарниковом ярусе: *Salix lanata*, *Betula nana*, *Alnus fruticosa*. Преобладают лишайниковые, зеленомошно-лишайниковые и кустарничковые редколесья (Водопьянова, 1976).

В горах с е в е р о - в о с т о ч н о й Я к у т и и (хребты Черского, Верхоянский и др.) на верхнем пределе лесов также преобладает *Larix dahurica*. В южных горных районах предел лесов проходит на высоте 1200—1300 м над ур. м., а в северных (хр. Черского) — около 1000 м. В южной части этой горной системы выше лиственничных редколесий иногда встречаются небольшие рощи *Betula ermanii* и единичные экземпляры *Picea obovata* (Работнов, 1936). Лиственничные древостои разреженные, под их пологом хорошо развит кустарниковый ярус из *Betula middendorffii*, *B. exilis*, *Rhododendron parvifolium*, *Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*. В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Arctous alpina*, *Carex ensifolia*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. vaginatum*, *Dryas punctata*. В напочвенном покрове — *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Sphagnum warnstorfii*, *S. girgensohnii* (Шелудякова, 1938).

В горах П р и б а й к а л ь я и З а б а й к а л ь я (Алданское и Становое нагорья, хребты: Большой Становой, Тукурингра, Тунгирский, Керчинский, Баргузинский, Байкальский и др.) на верхней границе леса преобладают лиственничные редколесья (доминант — *Larix dahurica*, а на побережье Байкала — местами *L. dahurica*×*L. sibirica*) с более или менее густым подлеском из *Pinus pumila*. Преобладают лишайниковые и кустарниковые ассоциации, иногда зеленомошные. В наиболее влажных районах (Байкальский и Баргузинский хребты) на верхний предел выходят темнохвойные деревья (*Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*), местами встречаются участки мелколесий с доминированием *Betula ermanii*. На водоразделе Яны и Алдана верхний предел лесов расположен на высоте 1000 м, в Северном Забайкалье — 1200—1300 м, а на юге — до 1500 м и выше (Сукачев, 1912; Сукачев, Поплавская, 1914; Тюлина, 1949; Галазий, 1954; Малышев, 1957; Панарин, 1966; Сипливинский, 1967, 1975).

В В о с т о ч н о м С а я н е (Глуздаков, 1953, 1966; Дылис, 1959; Красноборов, 1961; Чередникова, 1963; Малышев, 1965); верхний предел лесов проходит на высоте 1500—2200 м. Его образуют *Larix sibirica* (в центральной, наиболее континентальной части горного массива и в смежных с Монголией районах) и *Pinus sibirica* (северная и восточная части горной страны). Изредка встречаются одиночные экземпляры *Picea obovata*. Под пологом лиственничных редколесий развит подлесок из *Betula rotundifolia*. На Кизыр-Казырском междуречье на верхнем пределе лесов, расположенном на высоте 1500 м, произрастают *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* (Куминова, 1946).

В горах полуострова К а м ч а т к а (Срединный хребет, вулканические вершины Ключевская сопка и др.), на хребте Джугджур и в горах о. Сахалин верхний предел лесов, проходящий на уровне 700—850 м, образуют низкорослые редкостойные леса из *Betula ermanii* (Толмачев, 1950; Любимова, 1961; Турков, Шамшин, 1963; Кабанов, 1972). В древостое имеется небольшая примесь *Larix dahurica* и *Picea jezoensis*. Для березовых криволесий характерен кустарниковый ярус из *Pinus pumila*, *Sorbus sambucifolia*, *Alnus fruticosa*, *A. kamtschatica*, *Juniperus sibirica*. Очень богат и разнообразен травяной покров, часто достигающий высоты 2 м. В состав его входят *Filipendula kamtschatica*, *Angelica ursina*, *Ligularia speciosa*, *Polygonum weyrichii*, *Thalictrum minus*, *Equisetum hiemale*, *Calamagrostis hakonensis*, *Veratrum oxysepalum*, *Cimicifuga simplex*, *Aconitum maximum*, *Heracleum dulce*, *Pleurospermum kamtschaticum*. Наиболее распространены ассоциации, относящиеся к группам разнотравных и кустарниковых. Высота древесного яруса 8—16 м, диаметр стволов до 20—28 см, сомкнутость крон 40—70%.

Рис. 1. Подразделение высокогорий бореальной зоны СССР на секторы по характеру верхней границы леса.

а — границы бореальной зоны, *б* — границы секторов, *в* — границы некоторых горных массивов: *I* — западный (атлантический) сектор, *II* — центральный (сибирский) сектор, *III* — восточный (тихоокеанский) сектор. Горные массивы: *1* — Хибины, *2* — Урал, *3* — Путорана, *4* — Восточный Саян, *5* — горы Прибайкалья и Забайкалья, *6* — горы северо-восточной Сибири, *7* — горы полуострова Камчатка, *8* — хребет Джугджур, *9* — хребет Сихотэ-Алинь, *10* — горы острова Сахалин.

В северной и средней части хребта Сихотэ-Алинь (Васильев, Куренцова, 1960; Колесников, 1968) верхняя граница леса достигает 1300—1500 м; также преобладают мелколесья из *Betula ermanii*, но местами в составе древостоев имеется примесь *Picea jezoensis*, *Abies nephrolepis* и *Larix ochotensis*.

Анализ приведенных данных показывает, что в зависимости от состава доминирующих видов деревьев и структуры высокогорных лесов в пределах бореальной зоны СССР можно выделить следующие физиономические подразделения верхней границы леса.

А. Границы леса с доминированием летнезеленых лиственных деревьев (типы: извилистоберезовый — *Betula tortuosa*, каменноберезовый — *Betula ermanii*).

Б. Границы леса с доминированием летнезеленых хвойных деревьев (типы: сибирсколиственничный — *Larix sibirica*, *L. sibirica* var. *sukaczewii*, даурсколиственничный — *Larix dahurica*).

В. Границы леса с доминированием вечнозеленых хвойных деревьев (типы: сибирскососновый — *Pinus sibirica*, еловый — *Picea obovata*, пихтовый — *Abies sibirica*).

Границы леса с доминированием летнезеленых лиственных и хвойных деревьев прослеживаются на значительном пространстве, а с доминированием вечнозеленых хвойных выражены лишь на небольших участках, где местные климатические условия благоприятны для существования этих более теплолюбивых древесных растений.

По составу основных физиономических типов верхней границы леса высокогорья бореальной зоны СССР расчленяются на три сектора: 1) западный (атлантический) умеренно-континентальный с океаническими влияниями, где доминируют криволесья из *Betula tortuosa* (горы Кольского полуострова, западная часть Полярного, Приполярного и Северного Урала); 2) центральный (сибирский) резко континентальный, с доминированием редколесий из *Larix sibirica*, *L. sibirica* var. *sukaczewii* и *L. dahurica* (восточная часть Полярного, Приполярного и Северного Урала, горы северо-восточной Сибири, Прибайкалья и Забайкалья, северной части Восточного Саяна); 3) восточный (тихоокеанский) муссонный, с преобладанием редкостойных лесов из *Betula ermanii* (горы полуострова Камчатка, побережья Охотского моря, Сихотэ-Алинь, горы о. Сахалин).

Как видно (рис. 1 и таблица), на крайних флангах бореальной зоны, в западном (атлантическом) и восточном (тихоокеанском) секторах, верхнюю границу леса образуют лиственные летнезеленые деревья (соответственно *Betula tortuosa* и *B. ermanii*); лишь на юге восточного сектора появляется небольшая примесь вечнозеленых и летнезеленых хвойных. В центральном секторе с его резко континентальным климатом на верхний предел леса выходят преимущественно хвойные деревья с опадающей на зиму листвой (*Larix sibirica*, *L. sibirica* var. *sukaczewii*, *L. dahurica*); в некоторых районах этого сектора с более благоприятным режимом тепла и влаги на верхнем пределе леса встречаются вечнозеленые хвойные (*Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*), которые делят господство с лиственницей или даже преобладают над ней.

Абсолютная высота климатически обусловленной верхней границы леса в том или ином районе зависит главным образом от количества солнечной радиации, что определяется географической широтой местности, а также степенью океаничности (или континентальности) климата. На севере евразиатского материка верхний предел лесов располагается ниже, чем в более южных районах, причем градиент повышения верхнего рубежа леса при движении с севера на юг составляет приблизительно 100 м на 1 градус широты. В океанических областях верхний предел леса расположен ниже, чем в континентальных. Локальные отклонения реального уровня верхней границы леса от возможного климатически обусловленного предела могут быть вызваны рядом других факторов (массивность гор, ориентация склонов, характер горной породы, антропогенные влияния). Наиболее низкий уровень верхнего предела леса характерен для се-

Физиономическая и высотная дифференциация верхней границы леса в горах бореальной зоны СССР

Сектор	Горный массив	Градус сев. широты	Доминирующий вид деревьев на верхней границе леса	Абсолютная высота границы леса, м	Литературный источник
Западный (атлантический)	Хибины	68	*Betula tortuosa*	300—600	Козубов, Шайдуров, 1965
	Приполярный Урал, западный склон	65	*B. tortuosa*	500—600	Горчаковский, 1958
	Северный Урал, западный склон	60	*B. tortuosa*, реже *Picea obovata*	700—800	Горчаковский, 1975
Центральный (сибирский)	Приполярный Урал, восточный склон	60°30′	*Larix sibirica* var. *sukaczewii*	600—700	Исследования авторов статьи
	Северный Урал, восточный склон	60	*L. sibirica* var. *sukaczewii*, реже *Pinus sibirica*	800—1000	Горчаковский 1975
	Путорана	69	*Larix dahurica*	500—700	Водопьянова, 1976
	Якутия, хр. Черского	65	*L. dahurica*	1000	Шелудякова, 1938
	Якутия, Оймяконский р-н	62	*L. dahurica*	1300	Панарин, 1966; Шелудякова, 1938
	Баргузинский хр.	54	*Larix dahurica*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Betula ermanii*	1100—1490	Тюлина, 1949; Сипливинский, 1967
	Северо-западное побережье оз. Байкал	55	*Larix dahurica*, *L. sibirica*	800—1300	Сукачев, Поплавская, 1914
	Забайкалье, Олекминский Становик, голец Кропоткина	54	*Larix dahurica*	1300—1400	Панарин, 1966
	Восточный Саян	52	*L. sibirica*, *Pinus sibirica*	1600—2200	Малышев, 1963
Восточный (тихоокеанский)	Хр. Джугджур	57	*Betula ermanii*	700—800	Васильев (по Станюковичу, 1973)
	П-ов Камчатка, средняя часть	56	*B. ermanii*	600—800	Любимова, 1961
	О. Сахалин (гора Лопатина)	51	*B. ermanii*	800—500	Толмачев, 1950
	Сихотэ-Алинь	49	*B. ermanii*, *Picea jezoensis*, *Abies nephrolepis*, *Larix ochotensis*	1300—1600	Васильев, Куренцова, 1960; Колесников, 1968

верной части западного и восточного секторов бореальной зоны (Хибины, Камчатка), а наиболее высокий — для южной части центрального сектора (Саяны).

ДИНАМИКА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА

Для изучения динамики верхней границы леса можно использовать такие показатели, как жизненность деревьев, их семенная продуктивность, естественное возобновление, присутствие отмерших деревьев, наличие опушек и островков леса, колебания прироста деревьев, возрастная структура древостоев, переход одной формы роста в другую. Для датировки остатков древесины в последнее время используется радиоуглеродный метод (La Marche, Mooney, 1967). Наиболее информативные показатели — колебания годичного прироста деревьев и возрастная структура древостоев, поскольку на их основе можно производить реконструкцию динамики рубежей леса за длительные промежутки времени и судить о их возможном смещении в будущем.

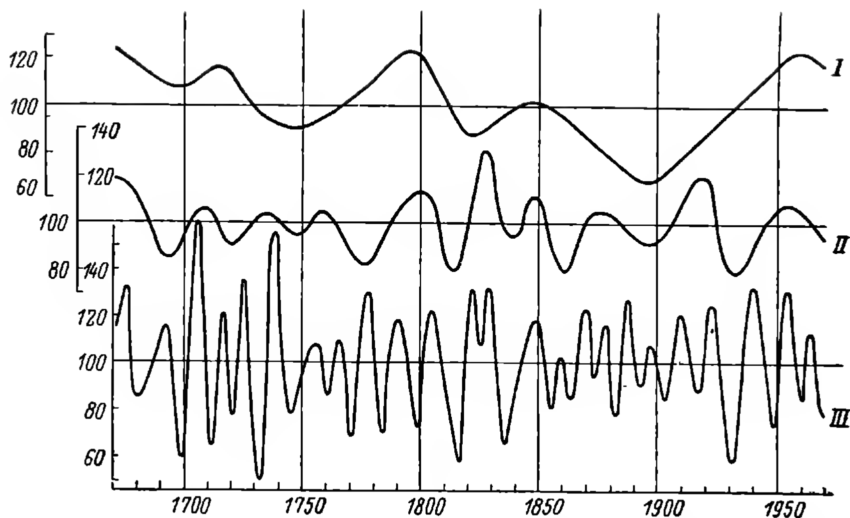


Рис. 2. Циклические колебания индексов прироста *Larix sibirica* на верхней границе леса в горах Приполярного Урала.

Циклы: *I* — 60—80-летний (вековой), *II* — 22—35-летний, *III* — 12-летний. Здесь и на рис. 3 *по оси абсцисс* — годы, *по осям ординат* — проценты прироста.

Изучение колебаний годичного прироста (при помощи дендрохронологического метода) наиболее старых из ныне живущих деревьев позволяет выявить чередование периодов, благоприятных и неблагоприятных для произрастания древесной растительности. Колебания ширины годичных колец деревьев во времени, как правило, имеют циклический характер и обусловлены циклическими колебаниями климата и солнечной активности. На верхней границе леса в гумидных областях умеренной и субарктической зон наибольшее влияние на величину годичного прироста древесины оказывают термические условия вегетационного периода, в частности самого теплого месяца — июля (Erlandsson, 1936; Eklund, 1957—1958; Коліщук, 1958; Шиятов, 1965). На рис. 2 показаны результаты разложения дендрохронологического ряда у лиственницы сибирской (Приполярный Урал, верхняя граница леса) на циклические составляющие при помощи метода скользящего осреднения. Верхняя кривая (*I*) вскрывает наличие векового цикла, длительность которого составляет 60—80 лет. Длительные снижения прироста деревьев наблюдались в середине XVIII и конце XIX вв., а увеличения прироста — в конце XVII, конце XVIII и середине XX вв. На рис. 3 показан вековой цикл колебаний прироста лиственницы сибирской на верхней границе леса в различных по режиму увлажнения условиях обитания. Несмотря на то что изученные деревья росли в неодинаковых почвенно-грунтовых условиях, вековые колебания прироста в целом синхронны. Это дает основание полагать, что прирост деревьев в основном определялся колебаниями термического режима. Наиболее значительное снижение прироста наблюдалось в первой половине XVII и в конце XIX веков (рис. 3).

Изучение возрастной структуры древостоев в Скандинавии (Siren, 1963) и на Полярном Урале (Шиятов, 1965) показало, что обильное возобновление, формирование отдельных возрастных поколений и продвижение лесов в горы связано с достаточно длительными (80—90, 160—180, 250—260 лет) периодами, благоприятными для роста деревьев, а усыхание древостоев и снижение верхнего предела лесов — с достаточно длительными неблагоприятными периодами. Кратковременные циклические колебания прироста деревьев, а следовательно, и климата (продолжительность 22—35 и 12 лет, см. кривые *II* и *III* на рис. 2), существенного влияния на положение верхнего рубежа леса не оказывают.

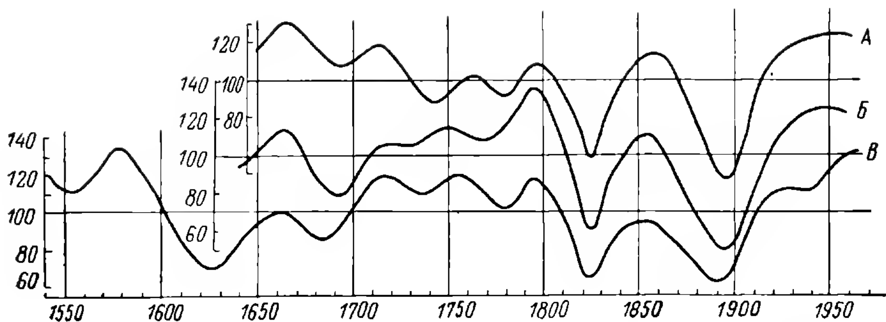


Рис. 3. Вековой цикл колебаний индексов прироста лиственницы *Larix sibirica*, произрастающей на верхней границе леса в различных условиях местообитаний на Полярном Урале.

А — свежие, *Б* — сухие, *В* — обильно проточно-увлажненные почвы.

Анализ более крупных циклов прироста деревьев дает возможность реконструировать смещения верхнего рубежа леса в прошлом.

Сделаем обзор имеющихся данных о смещениях и динамических тенденциях верхней границы леса в бореальной зоне СССР.

1. Западный (атлантический) сектор

Хибинские горы. Исследователи растительности Хибинских гор (Ануфриев, 1922; Чеччот, 1925; Корчагина, Корчагин, 1932; Некрасова, 1938; Солоневич, 1940; Крючков, 1957) находили остатки сильно выветренных толстых стволов сосен и берез на 100—160 м выше современного положения верхней границы леса. Основываясь на этом, многие из них высказывали мнение о происходящей в современную эпоху деградации древесной растительности на ее верхнем пределе. Г. М. Козубов и В. С. Шайдуров (1965) произвели радиоуглеродный анализ образца древесины сосны, извлеченного из одного выветрелого ствола, и установили, что возраст его равен 600±90 лет. Используя эту датировку и характер высотного распределения стланиковых и стволовых форм роста сосны, они пришли к выводу, что последний максимум поднятия границы леса завершился около 800—900 лет назад, когда она проходила на высоте 520—550 м над ур. м. (современная граница леса расположена на высоте 360—365 м над ур. м.). Наступившее затем ухудшение климатических условий повлекло за собой снижение верхнего предела леса до 230—300 м над ур. м. Около 200—250 лет назад началось поднятие верхнего рубежа леса, которое особенно интенсивно происходило в течение последних 30—40 лет. О современном наступлении леса на тундру свидетельствуют и данные В. В. Крючкова (1957). На южном склоне горы Юкспорлак он наблюдал расселение березы *Betula tortuosa* выше в горы в течение последних 20—40 лет, что, по-видимому, обусловлено потеплением климата. Анализ хода годичного прироста деревьев в этом районе (Возовик и др., 1971а) показал, что в течение последних 150 лет повышенный прирост наблюдался в 1825—1830, 1850—1860, 1925—1930 гг. и около 1945 г., а пониженный — около 1820 г., в 1840—1845, 1870—1915 и 1935—1950 гг. На основе дендрохронологических данных установлено два периода усиления лавинной деятельности (1810—1862 и 1919—1960), в течение которых несомненно происходило снижение верхней границы леса на участках склонов, подверженных действию лавин (Возовик и др., 1971б).

Западный склон Урала. Исследователи, работавшие на западном склоне Полярного, Приполярного и Северного Урала во второй половине XIX и в начале XX вв., приводили данные о деградации лесов на их верхнем пределе (Ковальский, 1853; Шенников, 1923; Говорухин, 1929; Корчагин, 1940). В начале сороковых годов XX в. стали появляться

высказывания об улучшении условий для произрастания древесной растительности (Тихомиров, 1941; Говорухин, 1947; Игошина, 1952; Овеснов, 1952; Горчаковский, 1975), по-видимому, в связи с потеплением климата.

2. Центральный (сибирский) сектор

Восточный склон Урала. Снижение верхней границы леса на восточном склоне Полярного, Приполярного и Северного Урала отмечалось во второй половине XIX и в начале XX вв. (Ковальский, 1853; Федоров, Иванов, 1886; Сукачев, 1922; Городков, 1926, 1929; Сочава, 1927, 1930), а поднятие — начиная примерно с 20-х годов XX в. (Тихомиров, 1941; Говорухин, 1947; Куваев, 1952; Игошина, 1952; Горчаковский, 1975). На Полярном Урале на основе изучения динамики прироста старых деревьев и возрастной структуры древостоев лиственничных редколесий была реконструирована динамика верхней границы леса за последние 300—350 лет (Шиятов, 1965, 1967). Оказалось, что смещение этой границы обусловлено циклическими колебаниями климата протяженностью примерно 160—180 лет. В периоды потепления (1630—1690, 1780—1850, 1920—1960 гг.) леса поднимались выше в горы, а в периоды похолоданий (1690—1780, 1850—1920 гг.) — снижались. В течение последних 10—15 лет (Шиятов, 1974) происходило ухудшение климатических условий (нисходящая ветвь векового цикла), в связи с чем в высокогорьях Приполярного Урала уже отмечены первые признаки деградации древесной растительности.

Путорана. Обнаружена массовая гибель лиственницы даурской ниже современной верхней границы леса (Ловелиус, 1970а). Датировка времени гибели деревьев при помощи дендрохронологического анализа показала, что они усохли во втором десятилетии XIX века, когда наблюдались очень низкие величины годичного прироста деревьев, связанные с похолоданием климата. В течение последних десятилетий, особенно между 1930—1940 гг., происходило значительное увеличение прироста лиственницы. Это указывает, что в настоящее время условия для произрастания леса на его верхнем пределе благоприятны.

Восточный Саян. Данные о динамике верхней границы леса противоречивы. Есть указания (Куминова, 1946; Глуздаков, 1953, 1966), что в настоящее время предел лесов понижается. Это мнение основано на присутствии усохших деревьев и даже целых рощ, а также лесных видов растений и скрытоподзолистых почв выше современного предела лесов. Упомянутые авторы связывают возможное снижение границы леса с происходящим интенсивным поднятием этой горной страны (до 6 см в год) или аридизацией климата. Работавший в районе Кутурчинского белогорья И. М. Красноборов (1961) не обнаружил каких-либо следов смещений границы леса. Н. В. Дылис (1959) в верховье р. Маны встречал как небольшие отмершие островки леса и много сухостоя в редколесьях, так и появление молодых рощ на ранее безлесных участках горной тундры. Он пришел к выводу, что современное положение верхней границы леса довольно устойчиво, а случаи небольших смещений на отдельных участках склонов связаны с эпизодическими колебаниями климата. Отмечается также вытеснение светлохвойных лесов темнохвойными (Красноборов, 1961), а кедра пихтой (Дылис, 1959). Анализ прироста деревьев лиственницы, произраставших на границе леса, показал, что в течение последних 100—120 лет наблюдалось усиление роста, связанное, по-видимому, с потеплением климата (Ловелиус, 1966).

Прибайкалье и Забайкалье. Исследования, проведенные Г. И. Галазием (1954) на хр. Хамар-Дабан, показали, что в течение последних 50—70 лет происходило довольно интенсивное наступление древесной растительности на горные тундры. За это время предел лесов поднялся на 30—80 м по вертикали. Экспансия древесной растительности объясняется улучшением климатических условий (повышением температуры воздуха и почвы). Хорошее возобновление кедра сибирского выше границы леса на Хамар-Дабане отмечал и А. В. Смирнов (1957). На Бар-

гузинском хребте Л. Н. Тюлина (1949) наблюдала хорошее возобновление березы каменной, пихты сибирской и ели сибирской в горных тундрах и на субальпийских лугах. В северных районах Забайкалья (хр. Черского) хорошее возобновление лиственницы даурской в верхней части подгольцового пояса отметил И. И. Панарин (1966). Что касается высокогорий южного Забайкалья (Борщовский хребет), то здесь, видимо, граница леса снижается (Сипливиниский, 1975).

3. Восточный (тихоокеанский) сектор

Камчатка. На Срединном хребте отмечается общее смещение вертикальных поясов растительности вверх (Турков, Шамшин, 1963). Ель аянская внедряется под полог каменноберезовых криволесий, а каменная береза в свою очередь, заселяет прилегающие к верхней границе леса участки горных тундр. Дендрохронологические исследования в районе Ключевской сопки показали, что с конца прошлого столетия до 60-х годов текущего столетия происходило увеличение прироста древесных растений на верхнем пределе леса (Ловелиус, 1970б).

Сихотэ-Алинь. В настоящее время верхняя граница леса поднимается, хотя этот процесс и сдерживается на многих склонах отсутствием почвенного покрова и пожарами (Пономаренко, 1961; Розенберг, 1966; Куренцова, 1968; Колесников, 1968). Об этом свидетельствует расселение ели аянской *Picea jezoensis* и пихты белокорой *Abies nephrolepis* в полосе каменноберезовых криволесий, а каменной березы *Betula ermanii* — в зарослях микробиоты *Microbiota decussata*, кедрового стланика *Pinus pumila* и на субальпийских лугах. В течение последних 30—40 лет прирост деревьев в высоту и по диаметру усилился. Отмечаются хорошее состояние подроста, отсутствие массового отмирания деревьев на их верхнем пределе.

Подводя итог анализу динамики верхней границы леса в горах бореальной зоны СССР, можно отметить, что противоречивость данных о характере взаимоотношения лесной и тундровой растительности находит свое объяснение в представлениях о циклических колебаниях климата. На основе изучения прироста старых деревьев и возрастной структуры древостоев в Хибинах, на Урале, на севере Сибири и на Камчатке выявлены климатические циклы продолжительностью от 5—6 до 800—900 лет. Наиболее существенное влияние на смещение верхней границы леса оказывают циклические колебания климата (термического режима) продолжительностью 60—80, 140—160 лет и более.

В пределах большой части бореальной зоны СССР в настоящее время наблюдается поднятие верхней границы леса, которое большинство исследователей связывают с потеплением климата в северном полушарии в течение последних нескольких десятков лет. Однако во многих районах продвижению леса выше в горы препятствуют пожары и хозяйственная деятельность человека. Некоторое снижение верхнего рубежа лесной растительности, видимо, происходит в самых южных отрогах Восточного Саяна и в горных районах Забайкалья, примыкающих к Монголии (в связи с аридизацией климата и интенсивным поднятием гор). Прогнозируемое климатологами и гелиофизиками (Вительс, 1962; Гедеонов, 1969) похолодание климата в конце XX—начале XXI столетий может повлечь за собой снижение верхней границы леса во многих горных районах бореальной зоны.

Верхняя граница леса в бореальной зоне СССР еще мало нарушена антропогенными воздействиями. Однако в связи с нарастающим темпом хозяйственного освоения горных районов возникает опасность ее нарушения. Поэтому необходима бережная охрана лесов на их верхнем пределе.

ЛИТЕРАТУРА

Ануфриев Г. И. (1922). О болотах Кольского полуострова. Работы Кольск. почв.-бот. отряда Северной научно-промысл. экспедиции, III, 116.— Васильев Н. Г., Г. Э. Куренцова. (1960). Поясность растительного покрова на горе Ко в сред-

нем Сихотэ-Алине. Комаровские чтения, 8. — Витсльс Л. А. (1962). Аномалии циклического хода солнечной активности и тенденции современных колебаний климата. Тр. Гл. геофиз. обсерватории, 133. — Водопьянова Н. С. (1976). Растительность Путорана. В кн.: Флора Путорана, Новосибирск. — Возовик Ю. И., Л. М. Лукьянова, С. М. Мягков. (1971а). Вариации прироста годичных колец деревьев в Хибинах и их связь с климатом. В кн.: Фитоиндикаиионные методы в гляциологии. М. — Возовик Ю. И., Л. М. Лукьянова, С. М. Мягков. (1971б). Лавинный режим в Хибинах в течение последних 150 лет. В кн.: Фитоиндикационные методы в гляциологии. М. — Галазий Г. И. (1954). Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 9. — Гедеонов А. Д. (1969). Об использовании солнечно-климатических циклов для сверхдолгосрочного прогноза аномалий температуры. Тр. Гл. геофиз. обсерватории, 245. — Глуздаков С. И. (1953). Ботанико-географические наблюдения на хребте Ергик-Таргак-Тайга (Восточные Саяны). Изв. ВГО, 85, 1. — Глуздаков С. И. (1966). Субальпийское редколесье Саян. Изв. СО АН СССР, 4, сер. биол.-мед. наук, 1. — Говорухин В. С. (1929). Растительность бассейна р. Илыча (Северный Урал). Тр. Общ. изучения Урала, Сибири и Д. Востока, 1, 1. — Говорухин В. С. (1947). Динамика ландшафтов и климатические колебания на Крайнем Севере. Изв. ВГО, 3. — Городков Б. Н. (1926). Полярный Урал в верхнем течении р. Соби. Тр. Бот. музея АН СССР, 19. — Городков Б. Н. (1929). Полярный Урал в верховьях рек Войкара, Сыни и Ляпина. Матер. экспед. исслед. АН СССР, Уральск. сер., 7. — Горчаковский П. Л. (1958). Растительность хребта Сабли на Приполярном Урале. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 3, М.—Л. — Горчаковский П. Л. (1975). Растительный мир высокогорного Урала. — Дылис Н. В. (1959). Растительность альпийской области Восточного Саяна в пределах бассейна р. Маны. Уч. зап. МГУ, 189, Биогеография. — Игошина К. Н. (1952). Растительность субальп Среднего Урала. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8. — Кабанов Н. Е. (1972). Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. — Ковальский М. (1853). Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой, 1. — Козубов Г. М., В. С. Шайдуров. (1965). Вертикальная поясность в Хибинских горах и колебания верхней границы леса. Изв. АН СССР, сер. геогр., 3. — Колесников Б. П. (1968). Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. — Коліщук В. Г. (1958). Сучасна верхня межа лісу н Українських Карпатах. — Корчагин А. А. (1940). Растительность северной половины Печорско-Илычского заповедника. Тр. Печорско-Илычского гос. заповедника, 2. — Корчагина М. В., А. А. Корчагин. (1932). Растительность Хибинских тундр. В кн.: Путеводитель по Хибинским тундрам. — Красноборов И. М. (1961). Растительность Кутурчинского белогорья (Восточный Саян). Уч. зап. Красноярск. гос. пед. инст., XX, 1, каф. бот. — Крючков В. В. (1957). О факторах, определяющих верхний предел березы и ели в Хибинских горах. Вестн. МГУ, 3, сер. биол., почв., геол., геогр. — Куваев В. Б. (1952). Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала. — Автореф. канд. дисс. М. — Куминова А. В. (1946). Растительность Кизыр-Казырского междуречья. Изв. Зап.-Сиб. ФАН СССР, сер. биол., 1. — Куренцова Г. Э. (1963). Растительность Приморского края. — Ловелиус Н. В. (1966). Опыт применения дендрохронологического анализа для изучения изменений климата (на примере Восточных Саян). Тез. докл. XIX Герценовских чтений (география, геология). Л. — Ловелиус Н. В. (1970а). Теплообеспеченность гор Путорана и ледовитость Балтики. Изв. ВГО, 102, 1. — Ловелиус Н. В. (1970б). Влияние извержений вулканов на растительность Камчатки. Бот. ж., 55, 11. — Любимова Е. Л. (1961). Камчатка. — Малышев Л. И. (1957). Вертикальное распределение растительности на побережье Северного Байкала. Изв. Вост.-Сиб. ФАН СССР, 10. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. — Неирасова Т. П. (1938). Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры. Тр. Лапландск. гос. заповедн., 1. — Овеснов А. М. (1952). Горные луга Западного Урала. Панарин И. И. (1966). Леса Центрального Забайкалья (регионально-типологические особенности, лесоводственные свойства, микро- и фитоклимат, лесовосстановительные процессы). Зап. Забайкальск. фил. Геогр. общ. СССР, ч. II, 26. — Пономаренко В. М. (1961). О динамике верхней границы леса в горах южного Сихотэ-Алиня. Изв. СО АН СССР, 5. — Работнов Т. А. (1936). Леса из *Betula ermanii* в южной Якутии. Природа, 4. — Розенберг В. А. (1966). Верхний предел лесов в горах материкового побережья Дальнего Востока. В кн.: Проблемы ботаники, 8. — Сипливинский В. Н. (1967). Очерк высокогорной растительности Баргузинского хребта. Тр. Баргузинск. гос. заповедн., 5. — Сипливинский В. Н. (1975). Высокогорная растительность горы Сохондо (Забайкалье). Бот. ж., 60, 3. — Смирнов А. В. (1957). Высокогорные кедроные леса Прибайкалья. Изв. вост. филиалов АН СССР, 10. — Солоневич К. И. (1940). О регрессии ареала сосны на Кольском полуострове Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 4. — Сочава В. Б. (1927). Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги. Тр. Бот. музея АН СССР, 21. — Сочава В. Б. (1930). Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. Тр. Бот. музея АН СССР, 22. — Станюкович К. В. (1973). Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). — Сукачев В. Н. (1912). Растительность верхней части бассейна Тунгира. Тр. Амурск. экспед., 1. — Сукачев В. Н. (1922). К вопросу об изменении климата и растительности на севере Сибири в послетре-

тичное время. Метеорол. вестн., 32, 1—4. — Сукачев В. Н., Г. И. Поплавская. (1914). Ботаническое исследование северного побережья Байкала в 1914 г. Изв. Имп. Акад. наук, VI сер., 17. — Тихомирон Б. А. (1941). К вопросу о динамике полярного и вертикального пределов лесов в Евразии. Сов. бот., 5—6. — Толмачев А. И. (1950). О высокогорной флоре горы Лопатина (остров Сахалин). Бот. ж., 35, 4. — Турков В. Г., В. А. Шамшин. (1963). Лесоводственно-таксационная характеристика каменноберезовых древостоев Камчатки. В кн.: Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. — Тюлина Л. Н. (1949). Очерк растительности Баргузинского заповедника. Науч.-метод. зап. Гл. управления по заповедникам при Совете Министров РСФСР. — Федоров Е. С., П. П. Иванов. (1886). Сведения о Северном Урале. Изв. Русск. геогр. общ., 22, 3. — Чередникова Ю. С. (1963). Типы кедровых лесов северного склона хребта Манское белогорье. В кн.: Типы лесов Сибири, М. — Чеччот А. Г. (1925). Леса западных склонов Хибинских гор и окрестностей г. Мурманска. Изв. Географ. инст., 5. — Шелудякова В. А. (1938). Растительность бассейна реки Индигирки. Сов. бот., 4—5. — Шенников А. П. (1923). Краткий ботанический очерк района в верховьях р. Печоры. Север, 3—4. — Шиятов С. Г. (1965). Возрастная структура древостоев и формирование лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне р. Соби (Полярный Урал). Тр. Инст. биол. УФАН СССР, 42. — Шиятов С. Г. (1967). Колебания климата и возрастная структура древостоев лиственничных редколесий в горах Полярного Урала. В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения, Л. — Шиятов С. Г. (1974). Некоторые данные о современных тенденциях в характере взаимоотношений леса и тундры в горах Приполярного Урала. В кн.: Биологические проблемы Севера. VI симпозиум, 5, тезисы докл., Якутск. — Eklund B. (1957—1958). Om granens arsringsvariafioner inom mellersta Norrland och deres samband med klimatef. Medd. States skogsforskningsist., 47, 1. — Erlandsson S. (1936). Dendrochronological sfudies. Stockholms Högskolas Geokronol. Insf., Data 23. Uppsala. — La Marche V., H. Mooney. (1967). Altithermal timberline advance in western United States. Nature, 213, 5080. — Siren G. (1963). Tree rings and climate forecasts. New Scientist, 346.

Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра
АН СССР,
Свердловск.

Получено 6 VI 1977.

SUMMARY

The high-mountain areas of the boreal zone of the U. S. S. R. may be subdivided, according to the composition of the physiognomic types of the upper forest limit, into 3 sectors: western (Atlantic) moderately-continental sector with oceanic influences, central (Siberian) strongly continental sector and eastern (Pacific) monsoon sector. At the extreme flanks of this zone, in the western and eastern sectors, the upper forest limit is formed by deciduous summergreen trees (correspondingly *Betula tortuosa* and *B. ermanii*). In the central sector the summer-green coniferous trees (*Larix sibirica*, *L. sibirica* var. *sukaczewii*, *L. dahurica*) form the upper forest limit, but in some southern regions of this sector, where the climate is more warm and humid, some evergreen coniferous trees (*Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*) reach the upper forest limit. On the basis of complex use of different methods (evaluation of vitality of trees, of changes of their growth, ot natural regeneration of high-mountain forests etc.) the fluctuations of the upper forest limit caused by cyclic fluctuations of climate (especially thermic regime) were revealed. The 60—80 and 140—160 year climatic cycles produce the most important influence on the fluctuation of the upper forest limit. A certain uplifting of the upper forest limit was observed during the few last decades in the most parts of the boreal zone.

УДК 581.526.422 : 581.524.543 : 581.14

А. И. Гладышев, Л. Е. Родин

ЗАПАСЫ И ДИНАМИКА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ТУГАЙНЫХ ГАЛОФИТНО-КУСТАРНИКОВЫХ СООБЩЕСТВАХ ПОЙМЫ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ АМУДАРЬИ

A. I. GLADYSHEV, L. E. RODIN. PHYTOMASS AND DYNAMIC OF ORGANICAL MATTER OF HALOPHYTIC RIVERBED SHRUB COMMUNITIES AT MIDDLE REACH OF THE RIVER AMUDARYA

Рассматриваются количественные показатели биомассы галофитных кустарниковых сообществ в пойме среднего течения Амударьи. Показаны закономерности распределения фитомассы и мортмассы в надземной и подземной сферах тамарисково-соляноколосниковых (Tamarix sp. sp.+Halostachys caspica ass.), дерезовых (Lycium ruthenicum ass.) и чингиловых (Halimodendron halodendron ass.) фитоценозах.

Галофитно-кустарниковые сообщества поймы Амударьи продуцируют до 49.1 т/га фитомассы, а сумма органического вещества достигает 85.4 т/га. Значительную роль в динамике органического вещества играет травяной покров, запасы фитомассы которого составляют от 2.3 до 10.1 т/га. В описанных сообществах наибольшая фитомасса приходится на подземную часть.

По запасам органического вещества кустарниковые сообщества значительно уступают не только древесным тугаям, но и ряду травяных сообществ поймы Амударьи.

Собственно галофитно-кустарниковая тугайная растительность поймы Амударьи представлена несколькими видами тамарисков (*Tamarix* spp.), соляноколосником каспийским *Halostachys caspica* (Bieb.) C. A. Mey., чингилом *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss и двумя видами дерезы (*Lycium ruthenicum* Murr., *L. turcomanicum* Turcz.).[1] По своей природе — это галомезогигрофиты (фреатофиты), приуроченные к засоленным участкам поймы, которые вышли из сферы постоянного затопления паводковыми водами, однако сохранили связь с близкозалегающими минерализованными грунтовыми водами.

Исследователи растительного покрова долины Амударьи единодушны в том, что галофитная кустарниковая растительность в пойме является заключительной фазой сукцессионного процесса в ряду галофитизации тугайных фитоценозов, а роль связующего звена между пойменной галомезогигрофитной растительностью и пустынной выполняют сарсазан *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. и черный саксаул *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge (Зактрегер, 1927; Русанов, 1934; Граве, 1936; Дробов, 1947, 1950; Кербабаев, 1954; Верник, Майлун, 1956; Румянцева, 1959; Коровин, 1961; Родин, 1963; Аширова, 1971, и др.). Пойменные галофиты создают сообщества, совершенно неизвестные в долинах рек других климатических зон. Они представляют специфическую особенность именно пустынной области, ее «зональный» признак (Родин, 1963).

Задачей данного исследования было определение количественных показателей для кустарниковой растительности поймы среднего течения Амударьи в общем балансе органической массы, продуцируемой тугайными фитоценозами, выявление закономерностей распределения фито-

[1] Названия растений приняты по «Флоре СССР» (тт. I—XXX) и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“» (тт. I—XXX) С. К. Черепанова (1973).

массы и мортмассы в надземной и подземной сферах кустарниковых сообществ, а также особенностей динамики (нарастание, отмирание и минерализация) органического вещества и зольных элементов. Как и в древесных сообществах (Гладышев, Родин, 1977), запасы органического вещества в кустарниковых фитоценозах определяли методом учета модельных растений. Подземную массу кустарников учитывали с площади питания (Рустамов, 1965), подземную массу травяного покрова — на учетных площадках 1 м² (Родин и др., 1968). Площадь учета в кустарниковых сообществах составляла 500 м², в пределах которой растения разбивались на классы по двум признакам — высоте и диаметру кроны модельных экземпляров; в каждом классе анализировали по 3 растения. Подземную массу травяного покрова определяли методом монолитов (Шалыт, 1960) площадью 50×50 см, заложенных на глубину 1 м в 3-кратной повторности. Многолетнюю подстилку учитывали рано весной, до начала вегетации растений, путем сбора всей мортмассы под модельными экземплярами в пределах площади проекции их крон. В осенне-зимний период тут же проводили учет опада. Прирост корней в бескорневых блоках почвы определяли один раз через 3 года. Многолетние фенологические наблюдения выполняли в стационарных условиях по методике И. Н. Бейдеман (1960).

Из всех кустарников, произрастающих в пойме Амударьи, наибольшее распространение и широкую экологическую амплитуду имеют тамариски. Е. П. Коронин (1961) сравнивает заросли тамарисков с ивняками в поймах рек умеренной зоны. Однако такое сопоставление может носить лишь условный характер. По данным Ф. Н. Русанова (1949), в Средней Азии произрастает около 15 видов тамарисков, из них 12 отмечены в долине Амударьи. Наиболее часто встречаются 3 вида: *Tamarix laxa* Willd. (цветет рано весной), *T. ramosissima* Ledeb. (цветет с конца весны до конца лета) и *T. hispida* Willd. (цветение начинает и завершает осенью).

Об экологических особенностях тамарисков можно судить по следующим характерным признакам: это растения жаро- и засухоустойчивые, многие из которых, однако, типичные фреатофиты, обладающие высокой транспирационной способностью (Бейдеман, 1962). Растения весьма светолюбивы. Так, под пологом турангового леса тамариски всегда угнетены и наибольшего развития достигают на открытых, с умеренным засолением и хорошо обеспеченных влагой (за счет неглубокого залегания грунтовых вод) участках. Тамариски быстро растут и продуцируют огромное количество семян, которые в массе прорастают только на сильно увлажненных субстратах независимо от их механического состава и степени засоления. Правда, семена большинства видов тамарисков быстро теряют всхожесть (Веттштейн, 1903). Тем не менее разновременность в обсеменении разных видов в любое время года обеспечивает достаточный запас семян, которые при благоприятных условиях температуры и влажности почвы способны к прорастанию. В лабораторных условиях семена тамарисков сохраняют всхожесть от 2 до 14 месяцев (Русанов, 1949).

Отмечена способность тамарисков и к вегетативному разрастанию, однако даже в условиях поймы это выражено слабо. Здесь они преимущественно размножаются семенами. Однолетние сеянцы могут быть с успехом использованы в посадках при создании культурных лесонасаждений (Покутный, 1931).

Многие исследователи считают тамариски одним из пионеров при зарастании свеженамытых «каирных» (по Кербабаеву, 1954) участков. Следует отметить, что в этом отношении особенно выделяется *T. ramosissima*; сеянцы его способны противостоять сравнительно продолжительным затоплениям и часто образуют густые заросли в прибрежной полосе, вырастая за год более чем на 1 м.

Наивысшей продуктивностью и высокой жизненностью обладают галофитные тамарисковые сообщества, связанные со значительно засоленными участками поймы, вышедшими из сферы влияния разливов, но сохранившими связь с близко залегающими минерализованными грун-

товыми водами. В сукцессионном процессе они приходят на смену туранговым тугаям, в которых произрастали в виде подлеска с другими солевыносливыми видами (Родин, 1963). Основная черта местообитаний тамарисковых сообществ — сильное засоление почвы за счет капиллярного подъема солей от грунтовых вод. Значительное засоление почвы способны выносить многие тамариски — до 12.1 г/л (Русанов, 1949). В Мильской степи И. Н. Бейдеман (1962) описала сообщества T. ramosissima с минерализацией грунтовой воды 20.4 г/л.

Нами были исследованы сообщества, в которых доминировали *T. ramosissima* и *T. hispida*, произраставшие совместно с облигатным галофитом *Halostachys caspica*. Последний вообще характерен для большинства галофитных тамарисковых сообществ (Родин, 1961), а при повышении засоления почвы становится доминантой. Почвы участка сильно засоленные, пестрого механического состава, хорошо промоченные. Засоление хлоридно-сульфатное, содержание солей в слое почвы 0—50 см от 6.1 до 3.3% (по плотному остатку); глубже засоление резко падает и в зоне контакта с грунтовыми водами составляет 0.19%. Грунтовые воды сильно минерализованы (до 16.5 г/л), залегают на глубине 180—230 см.

В разреженном травяном покрове доминируют солевыносливые виды: *Aeluropus litoralis* (Gouan) Parl. (cop), *Alhagi canescens* Shap. (sp), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (sp), *Karelinia caspica* (Pall.) Less. (sp), *Limonium otolepis* (Schrenk) Kuntze (sp), *Zygophyllum oxianum* Boriss. (sp), *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch. (sp).

В развитии солончакового процесса и формировании галофитных сообществ на обследованном участке определяющую роль сыграл антропогенный фактор. В 1955 г. здесь доминировала солодково-тополевая ассоциация (Populus spp.—Glycyrrhiza glabra) при незначительном участии под пологом леса тамарисков. В 1961 г. после распашки зарослей солодки и вырубки леса признаки засоления почв прослеживались уже очень ясно: появились оголенные с солевой корочкой участки, из травостоя полностью выпали *Erianthus ravennae* (L.) P. Beauv., *Typha elephantina* Roxb. и, наоборот, активно разрастаются тамариски, тростник и *Aeluropus litoralis*, отмечаются единичные растения *Halostachys caspica*. Наиболее благоприятные условия создались для развития тамарисков. Открытые и хорошо освещенные пространства, промоченные и умеренно засоленные почвы способствовали как быстрому развитию взрослых растений, так и интенсивному семенному возобновлению.

В 1966 г. массив был отделен от реки противопаводковой дамбой и вышел из сферы постоянного затопления. С этого момента развитие солончакового процесса протекало особенно интенсивно. Из травостоя полностью выпала солодка и повсеместно доминировали солевыносливые растения. Смена растительности завершилась за 10—12 лет и в настоящее время здесь развиты устойчивые, высокопродуктивные галофитные сообщества (табл. 1).

На корковых солончаках *Halostachys caspica* занимает доминирующее положение. Он образует сплошные заросли с сомкнутыми округлыми кронами, достигая высоты 2—2.5 м. Кусты обильно плодоносят. При достаточно влажной почве отмечается большое количество всходов. На сильно засоленных субстратах количество проростков не превышает 50—100 на 1 м^2, на менее засоленных число их возрастает до 1000—2500. Некоторые авторы считают, что *H. caspica* корнеотпрысковое растение (Победимова, 1935; Верник, Майлун, 1956). Вслед за А. Н. Румянцевой (1959) мы придерживаемся мнения, что в пойме Амударьи этот вид размножается исключительно семенами. Условия местообитания с первого же года сказываются на развитии растений. При повышенном засолении и увлажнении почвы всходы уже на первом году жизни образуют стержневой корень, проникающий на глубину 25—40 см, при высоте надземного побега 10—12 см. Молодые растения развиваются очень интенсивно. В 3-летнем возрасте при высоте 35—40 см диаметр кроны достигает 60 см; побеги, образовавшиеся в первые годы жизни, одревесневают; главный корень

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика галофитно-кустарниковых сообществ в пойме среднего течения Амударьи

Класс	Высота, см	Проекция кроны, см	Количество главных ветвей	Количество растений на 1 га	Район произрастания
Сообщество Tamarix hispida					
I	197	225×240	15	300	Урочище «Сакар» Сакарского района Чарджоуской обл. ТуркмССР, август, 1970 г.
II	182	190×200	11	1200	
III	142	140×150	6	500	
Сообщество Tamarix ramosissima					
I	218	200×215	15	400	Там же
II	191	190×175	12	1000	
III	142	152×173	5	600	
Сообщество Halostachys caspica					
I	167	250×225	13	280	Там же
II	115	135×140	8	540	
III	100	100×90	5	1500	
Сообщество Lycium ruthenicum					
I	108	100×110	12	510	Там же
Сообщество Halimodendron halodendron					
I	200	150×145	4	1000	Урочище «Мятнияз-Джилли» Дарган-Атинского района Чарджоуской обл. ТуркмССР, октябрь, 1969 г.

достигает глубины 130 см. В 4—5-летнем возрасте *H. caspica* плодоносит, диаметр кустов превышает 200 см при высоте до 150 см (Румянцева, 1959). Корневая система его исключительно индивидуальна. Характерные ее признаки проявляются у растения с самого раннего возраста: во всех случаях она имеет форму перевернутого конуса. От главного, стержневого, корня отходят хорошо развитые боковые корни, радиус распространения и масса которых с глубиной плавно уменьшаются (рис. 1, *А*, *Б*). Румянцева относит корневую систему *H. caspica* к универсальному типу, с хорошо развитой горизонтальной и глубинной зонами ветвления. В пойменных условиях преобладает поверхностно-стержневой тип ветвления корней, боковые корни значительно перерастают главный, стержневой (Красильников, 1968). Радиус распространения боковых корней в горизонтальной плоскости не превышает 250 см, они заканчиваются мелкими деятельными корешками, которыми насыщен весь почвенный профиль (рис. 1, *В*). Ветвление боковых корней в вертикальной плоскости выражено очень слабо.

H. caspica, как и *Halocnemum strobilaceum*, способен выносить наиболее резкие разновидности солончаков. Бейдеман (1962) отмечает приуроченность зарослей *Halostachys* к участкам с минерализацией грунтовой воды 60—120 г/л, а Румянцева указывает на его способность переносить поверхностное засоление почвы до 35.9%. Однако главное условие его жизни — постоянная связь с легко доступными грунтовыми водами. Являясь среди других галофитов самым активным испарителем влаги, он за сезон вегетации расходует более 4.4 тыс. м^3/га воды (Бейдеман, 1962). При отрыве корнеобитаемой толщи почвы от грунтовых вод лишенный водного питания *Halostachys* постепенно отмирает (Бейдеман, 1962; Родин, 1963).

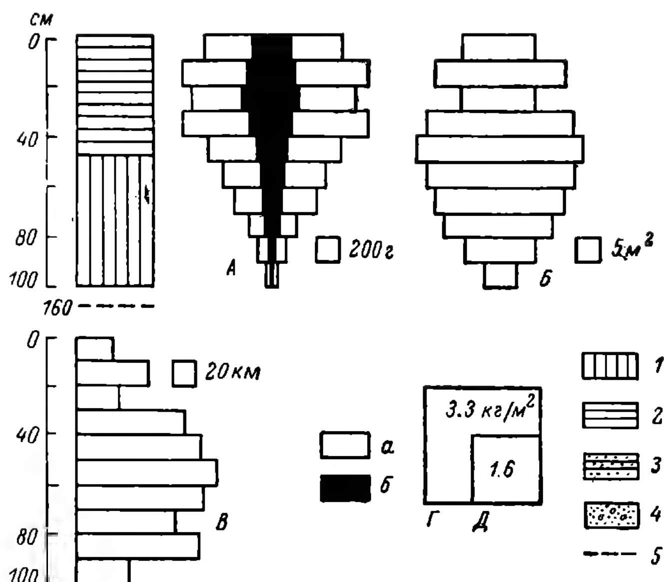


Рис. 1. Распределение органической массы корней в сообществе Halostachys caspica в пойме среднего течения Амударьи.

А — распределение массы корней по горизонтам почвы монолита (*а* — живые корни; *б* — отмершие корни и другие органические остатки); *Б* — распределение площади поверхности мелких корней по горизонтам почвы монолита; *В* — распределение длины корней по горизонтам почвы монолита; *Г* — 3-летний прирост корней в бескорневых блоках почвы; *Д* — корневой опад в бескорневых блоках почвы. *1* — глина, *2* — суглинок, *3* — супесь, *4* — песок, *5* — грунтовые воды.

По типу фенологического развития *Tamarix hispida*, *T. ramosissima* и *Halostachys caspica* являются длительновегетирующими, весенне-осеннезелеными растениями с периодом зимнего покоя (Гладышев, Кербабаев, 1974). Ювенильные растения тамарисков зимуют с роаеткой зеленых прикорневых веточек, а у солянколосника в относительно теплые зимы в зеленом состоянии зимует часть побегов осенней генерации. Обычно вегетация всех трех названных видов начинается примерно в одинаковое время — 25—28 III, а массовый рост побегов — в первой декаде апреля. В условиях теплой зимы 1975—1976 гг. у солянколосника рост побегов от базальной части куста начался в последней декаде января, а в первых числах февраля в рост пошли почки возобновления на побегах первого порядка. Вегетация у других кустарников началась в обычные сроки.

Весной фенологический цикл кустарников отличается сугубо специфическим характером. Наиболее интенсивно растет *T. ramosissima*. К моменту массовой бутонизации и раскрыванию первых цветков (10—15 V) он развивает побеги длиной до 50—55 см, тогда как у *T. hispida* в это время они не превышают 6—8 см. Наиболее интенсивный линейный прирост побегов у *Halostachys caspica* (как и у *T. ramosissima*) отмечается в апреле; при максимальном годичном приросте 100—110 см 40—50% последнего приходится именно на этот период. Разгар цветения *T. ramosissima* приходится на последнюю декаду мая и продолжается до конца июля. Во второй половине августа цветение затухает, прирост побегов достигает максимума. Семена начинают осыпаться с 25—30 VI, а наиболее интенсивно — с середины июля. Максимальная масса прироста годичных побегов достигает 3.8 т/га (табл. 2). В октябре начинается постепенный листопад, наиболее интенсивный опад наблюдается после первого значительного похолодания и в декабре его масса достигает 4.9 т/га. За год из подстилки и опада минерализуется и поступает в почву около 60% органического вещества, причем наиболее интенсивно процессы разложения мортмассы происходят во влажные и теплые весенние и осенние периоды. Рост годичных побегов у *T. hispida* происходит менее интенсивно. К началу цветения (середина августа) прирост побегов составляет всего 30—35 см, мак-

ТАБЛИЦА 2

Распределение фитомассы и мортмассы в сообществах галофитно-кустарниковых тугаев поймы среднего течения Амударьи

Показатели	Tamarix hispida ass.	Tamarix ramosissima ass.	Halostachys caspica ass.	Lycium ruthenicum ass.	Halimodendron halodendron ass.
Фитомасса, т/га	49.1	40.9	29.6	7.9	40.4
Кустарники, т/га:	39.0	31.1	17.3	5.6	31.3
однолетние зеленые ассимилирующие части, т/га	6.0	3.8	3.7	0.2	1.3
то же, %	15.4	12.2	21.3	3.5	4.2
многолетние надземные части, т/га	8.5	7.3	7.2	0.5	11.4
то же, %	21.8	23.4	41.6	8.9	36.1
корни, т/га	24.6	20.0	6.4	4.9	18.6
то же, %	62.8	64.4	37.1	87.6	59.7
Травяной покров, т/га:	10.1	9.8	12.3	2.3	9.1
листья и стебли, т/га	2.9	3.0	3.1	0.2	3.0
подземные листостебельные части, т/га	3.0	2.7	3.9	0.1	2.1
корни, т/га	4.1	4.1	5.3	2.0	4.0
Структура фитомассы:					
однолетние зеленые ассимилирующие части, т/га	8.9	6.8	6.8	0.4	4.3
то же, %	18.1	16.6	22.9	4.5	10.6
многолетние надземные части, т/га	8.5	7.3	7.2	0.5	11.4
то же, %	17.2	17.8	24.3	6.8	28.2
корни и листостебельные части, т/га	31.7	26.8	15.6	7.0	24.7
то же, %	64.7	45.6	52.8	88.7	61.2
Распределение фитомассы:					
надземная часть, т/га	17.3	14.1	14.0	0.9	15.7
то же, %	35.2	34.4	47.3	11.4	38.8
подземная часть, т/га	31.8	26.8	15.6	7.0	24.7
то же, %	64.8	65.6	52.7	88.6	61.2
Мортмасса, т/га	36.3	22.8	22.8	3.4	6.2
опад листьев, ветвей и других надземных частей, т/га	8.4	6.2	6.7	0.3	3.8
мертвые ветви, т/га	1.1	1.8	2.0	0.4	0.6
мертвые корни и другие подземные части, т/га	26.8	18.8	14.1	2.7	1.8
Сумма органического вещества, т/га:	85.4	67.7	52.4	11.3	46.6
фитомасса, %	57.7	60.4	56.5	69.9	86.1
мортмасса, %	42.3	39.6	43.5	30.1	13.9

симальный же прирост не превышает 45 см. Зато для этого вида характерны обильное ветвление побегов и их плотная олиственность. Поэтому, уступая *T. ramosissima* в линейном приросте побегов, *T. hispida* превосходит его по массе зеленых побегов, достигающей 6.0 т/га (табл. 2).

После заморозков в опад поступает лишь часть отмерших побегов и листьев. Около 1/3 их сохраняется на растении до конца февраля и полностью переходит в опад лишь в разгар следующего вегетационного сезона.

По темпу роста побегов *Halostachys caspica* не уступает *T. ramosissima*. Если в первой декаде апреля максимальная их длина составляет 10—12 см, то уже к концу этого месяца прирост достигает 50—52 см. Летом рост побегов заметно ослабевает и к моменту массового цветения (первая половина августа) становится максимальным — 100—110 см, при массе 3.7 т/га. Цветение продолжается около 30 дней. Растения продуцируют настолько много пыльцы, что приствольный круг в момент массового цветения сплошь покрыт осыпающейся пыльцой. В конце августа завязываются первые плоды, полное созревание которых наступает в последней декаде декабря. В благоприятных условиях семена сразу же про-

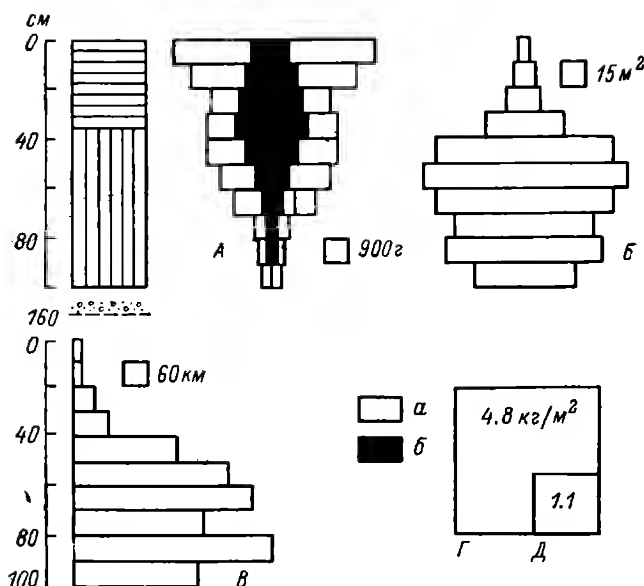


Рис. 2. Распределение органической массы корней в сообществе Tamarix ramosissima в пойме среднего течения Амударьи.

Обозначения те же, что на рис. 1.

растают, а молодые растения удовлетворительно перезимовывают и весной продолжают вегетацию.

Ежегодно (в сентябре) у соляноколосника вырастают побеги осенней генерации. Обычно это небольшие тонкие побеги, развивающиеся пучками или поодиночке как на молодых (зеленых), так и на одревесневших ветвях. В пойме растения заканчивают вегетацию последними. К концу февраля опадает около 90% годичных (не одревесневших) побегов. Общий опад под соляноколосником обычно вдвое меньше, чем под тамарисковыми сообществами.

Halostachys caspica среди тугайных кустарников является соленакапливающим галофитом. По типу аккумуляции зольных веществ он относится к группе хлоридно-натриевых растений. Однолетние надземные побеги его отличаются очень высокой зольностью — 31%, а по Е. П. Коровину (1961) — до 39%. Около 50% опада минерализуется в последующий вегетационный год.

Корневые системы тамарисков хорошо различаются.

Корневая система *Tamarix hispida* коротко-стержневого типа, с главным (стержневым) корнем, который на глубине 30—50 см ветвится, образуя 2—3 (до 5) крупных боковых корня, углубляющихся в почву под углом около 45°. Иногда боковые корни располагаются в почве под более тупым углом, и совсем редко встречается почти горизонтальное их распределение (последнее проявляется на экологически однородном участке, где боковые корни ветвятся, распространяясь в горизонтальной плоскости не более чем на 2—3 м; единственный раз нами отмечен случай, когда их длина достигала 6.3 м).

Корневая система *T. ramosissima* ясно выраженного стержневого типа. Главный корень пронизывает почву на глубину 100—110 см и лишь здесь отходит несколько сравнительно некрупных (диаметром 0.5—0.6 см) боковых корней. Изредка ветвление главного корня начинается почти у самой поверхности почвы и боковые корни (в количестве 3—4) опускаются вниз вертикальными тяжами.

На главных и боковых корнях обоих видов хорошо развиты горизонтальные корни. Обращает на себя внимание исключительная насыщенность всей сферы их проникновения в почве фракцией мелких корней.

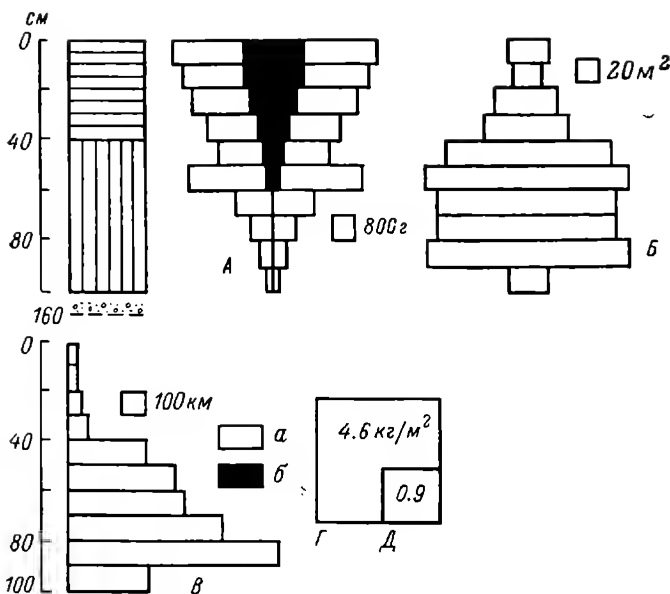


Рис. 3. Распределение органической массы корней в сообществе Tamarix hispida в пойме среднего течения Амударьи.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Если вся корневая масса *T. ramosissima* составляла 20.0, а *T. hispida* 24.6 т/га, то на мелкие деятельные корни соответственно приходилось 30.0 и 58.6%. Корневая масса *Halostachys caspica* была значительно меньше — 6.4 т/га, и около половины ее приходилось на фракцию мелких корней. Наибольшее количество деятельных корней у тамарисков отмечается на глубинах от 40 до 100 см, глубже же их количество заметно уменьшается и грунтовых вод достигают лишь единичные из них (рис. 2 и 3, *Б*, *В*).

Другой общей особенностью тамарисков является способность к образованию на надземных побегах первого порядка придаточных корней. Этому в значительной степени содействует систематическая рубка кустов, отчего число побегов резко возрастает, некоторые периферийные ветви сначала растут наклонно, входят в контакт с почвой и укореняются.

В подземной сфере описываемых тамарисковых сообществ повсеместно накапливается огромная масса органических остатков (табл. 2). Большая часть последних приходится на остатки ранее отмерших растений.

Характерной особенностью галофитных кустарниковых сообществ в пойме Амударьи является наличие относительно хорошо развитого травяного покрова. Чаще других доминирует *Aeluropus litoralis*. Предпочитая открытые, хорошо увлажненные участки, этот злак достигает высокой продуктивности именно на засоленных почвах, однако в сочетании с *Halostachys caspica* встречается редко. В наших примерах фитомасса травяной растительности из *Aeluropus litoralis* и *Alhagi canescens* при проективном покрытии 30% составила 2.9 т/га, причем более 70% ее приходилось на подземные части.

Общий запас органического вещества в рассмотренных тугаях оказался максимальным в сообществе Tamarix hispida и составил 85.4 т/га, в ассоциации T. ramosissima — 67.7 и в тугае из Halostachys caspica — 52.4 т/га. На долю фитомассы приходилось от 56.5 до 60.4% от общей суммы органического вещества. Во всех трех сообществах преобладает масса подземных частей.

Учет прироста корней в блоках с бескорневой почвой показал, что через 3 года наибольшее их количество (4.8 кг/м²) оказалось в сообществе T. ramosissima (рис. 2, *Г*), наименьшее (3.3 кг/м²) — в Halostachys cas-

pica ass. (рис. 1, *Г*). Сообщества последнего отличаются и наибольшим опадом корней (рис. 1).

Сведений об особенностях произрастания в пойме Амударьи других кустарников — дерезы *Lycium ruthenicum* и чингила *Halimodendron halodendron* — сравнительно немного. Н. П. Граве (1936) пишет о дерезовом такыре, как о реликтовом фрагменте тугаев, приуроченном к сильнозасоленным субстратам. В. П. Дробов (1947) приводит чингил и дерезу в списке растений-пионеров, поселяющихся на новых аллювиальных наносах. В сукцессионном процессе дереза и чингил, так же как и тамарисковая формация, приходят на смену древесно-кустарниковой растительности и являются одной из последних фаз в эволюции тугайных фитоценозов (Дробов, 1947; Кербабаев, 1954). Если дерезу единодушно относят к достаточно устойчивым галофитам (Бейдеман, 1962; Родин, 1963; Никитин, 1957; Карягдыев, 1959, и др.), то сведения о солеустойчивости чингила чрезвычайно противоречивы (Аширова, 1971).

По нашим наблюдениям, наиболее продуктивные заросли *Lycium ruthenicum* в пойме Амударьи приурочены к участкам, вышедшим из под затопления паводковыми водами, с легкими, хорошо промоченными почвами. Даже в оптимальных условиях дереза не склонна образовывать достаточно обширные и плотные заросли, произрастая небольшими куртинами-клонами вместе с такими травянистыми галофитами, как *Zygophyllum oxianum*, *Karelinia caspica*, *Alhagi canescens* и *Aeluropus litoralis*. Встречается дереза и на солончаках, однако по солеустойчивости значительно уступает тамарискам и солянколоснику. Здесь она утрачивает способность образовывать корнеотпрысковые побеги. На избирательное отношение дерезы к почвенному засолению указывает В. В. Никитин (1957), который отмечает, что растение плохо переносит засоление более 2% плотного остатка с содержанием хлора 0.5%.

В пойме Амударьи *Lycium ruthenicum* начинает вегетацию обычно в последней декаде марта. Через 9—12 дней появляются бутоны, а 20—21 VI раскрываются первые цветки. Цветение быстро переходит в массовое и продолжается 30—35 дней. Семена вызревают уже в конце мая, а плодоношение продолжается до конца второй декады июня. Плоды охотно поедаются птицами и насекомыми. Максимальный прирост годичных побегов не превышает 30—35 см, а их масса 0.2 т/га. Часто в середине августа растения вновь активно цветут, однако плодов, как правило, не образуется. По наблюдениям С. А. Никитина (1966), в середине лета у дерезы отмирают часть деятельных корней и листья, осенью они вновь вырастают. В пойме Амударьи такого явления мы не наблюдали. В первых числах сентября, когда еще удерживается теплая и сухая погода, растения начинают сбрасывать листья. Листопад завершается в конце второй декады октября. В опад переходит 0.3 т/га органического вещества (табл. 2).

Корневая система дерезы в пойме неглубокая, с корнеотпрысковым типом ветвления. Первые корнеотпрысковые побеги (5 и более) закладываются на небольшом расстоянии друг от друга и, прорастая плотной группой с глубины 20—30 см, образуют основной куст растения. От места их заложения развивается подземный побег, от которого через 20—35 см вырастают надземные (парциальные) побеги и образуется клон. Однако способность к вегетативному разрастанию у растения ограничена: одно материнское растение образует не более четырех надземных побегов на площади около 1.6—1.8 м^2. Главный корень у материнского растения выражен хорошо; на глубине около 60 см он ветвится, быстро заканчиваясь мелкими всасывающими корнями. На корневых отпрысках в месте заложения парциального побега образуются придаточные корни. Развиты они значительно слабее главного и быстро заканчиваются мелкими корнями. Исключительное обилие мелких корней наблюдается по всему почвенному профилю. На отметках глубже 65 см фиксируются только мелкие корни (рис. 4). На долю мелких корней приходится около 77% от общей корневой массы дерезы 4.9 т/га.

Среди пойменных кустарников солеустойчивость наиболее слабо вы-

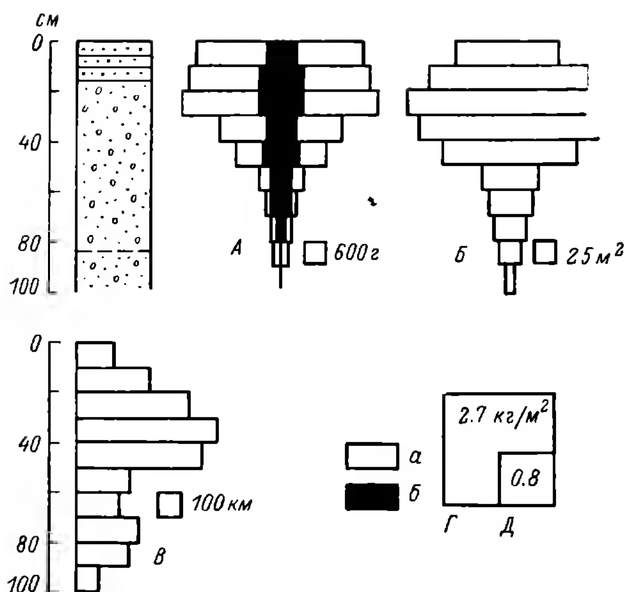


Рис. 4. Распределение органической массы корней в сообществе Lycium ruthenicum в пойме среднего течения Амударьи.

Обозначения те же, что на рис. 1.

ражена у *Halimodendron halodendron.* Заросли чингила приурочены к средне- и слабозасоленным, с легким механическим составом и достаточно увлажненным, дренируемым почвам незаливаемой части поймы. Участки, выходящие из иод влияния непосредственного затопления паводковыми водами, обычно имеют тенденцию к быстрому засолению; однако чингил наиболее характерен там, где солончаковый процесс еще не пришел к образованию настоящих солончаков. Корневая система растения всегда связана со слабоминерализованными, подвижными и неглубокими (до 180 см) грунтовыми водами. О начальной стадии солончакового процесса свидетельствует и состав травяной растительности, характерной для данной формации. Здесь, помимо настоящих галофитов, обильно произрастают *Glycyrrhiza glabra* и *Erianthus ravennae.* А. А. Аширова (1971) описывает хорошо развитые заросли чингила на участках с содержанием хлора от 0.07 до 0.65% и сульфатов от 0.14 до 1.2%. В туранговых тугаях чингил тяготеет к освещенным опушкам, произрастая с такими умеренными галофитами, как *Trachomitum scabrum* (Russan.) Pobed., *Cynanchum sibiricum* Willd., *Clematis orientalis* L. В современных условиях долины Амударьи чингил характерен также и в культурной зоне (берега арыков, каналов, старые дамбы, раши).

В пойме среднего течения реки чингил начинает вегетацию в последней декаде марта. Первые бутоны появляются 15—16 IV, в массе — в последней декаде того же месяца. В первых числах мая растения активно цветут; цветение завершается за 15—16 дней. Семена вызревают в конце июня, а плоды удерживаются на растении до весны следующего года. Очень характерным фенологическим признаком чингила является обильное вторичное цветение, происходящее в конце лета—начале осени. В отдельные годы растения осенью цветут так же хорошо, как и весной. Интересно, что осенние плоды и семена более крупные, чем весенние, и заметно меньше повреждаются вредителями. Чингил отличается высокой семенной продуктивностью. Однако более 90% семян в плодах повреждаются зерновкой Bruchidius halodendri Gebl. еще в стадии восковой спелости. Этим отчасти можно объяснить слабое семенное возобновление растения. Если к тому же учесть необходимость определенных условий для прорастания семян и развития проростков, то станет понятным, почему

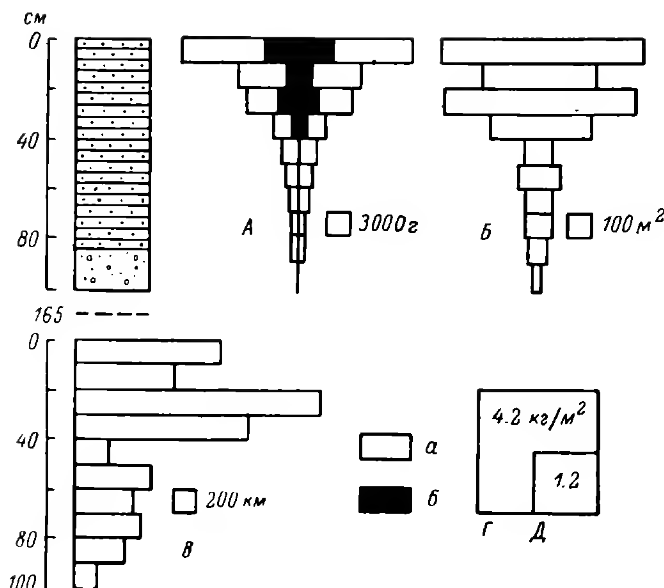


Рис. 5. Распределение органической массы корней в сообществе Halimodendron halodendron в пойме среднего течения Амударьи.

Обозначения те же, что на рис. 1.

чингил (как, впрочем, и дереза) в пойме в настоящее время относительно редок.

Длина годичных побегов у чингила обычно не превышает 35 см, редко достигая 40—45 см. Однако благодаря обильному ветвлению и хорошей облиственности масса листьев составляет 1.3 т/га при весе всей надземной части 15.7 т/га.

По типу строения корневой системы чингил близок к дерезе, отличаясь более выраженной способностью к порослевому размножению. В условиях затенения и при достаточно плотном травяном покрове у него развивается поверхностная корневая система, когда главный и придаточные корни располагаются в почве до глубины 30 см. На открытых освещенных участках чингил развивает глубинную систему подземных органов: главный корень ветвится на глубине 30—35 см, а боковые корни пронизывают почву во всех направлениях, однако радиус их разрастания редко превышает 1.5—2 м. На глубине 60—65 см они интенсивно ветвятся и ниже 70 см наблюдаются лишь мелкие фракции корней. Однако основная масса как крупных, так и мелких корней расположена в поверхностном слое на глубине 0—30 см (рис. 5, *Б*, *В*).

После первых заморозков (вторая декада октября) растение полностью сбрасывает листья и часть побегов данного года, доводя массу опада до 3.8 т/га. По сравнению с тамарисковым тугаем сообщества чингила отличаются значительно меньшим количеством отмерших органических остатков, особенно в подземной части фитоценоза (табл. 2).

По запасу фитомассы кустарников (31.3 т/га) заросли чингила почти не уступают тамарисковым сообществам и значительно превосходят солянколосниковые фитоценозы. Сумма органического вещества в чингиловом тугае составляет 46.6 т/га, причем 86.1% приходится на живую часть фитоценоза.

Таким образом, галофитные кустарниковые сообщества поймы Амударьи образуют фитомассу до 49.1 т/га, а общая сумма органического вещества достигает 85.4 т/га. По запасам фитомассы на первое место выдвигаются тамарисковые тугаи, затем чингиловые, солянколосниковые и наименьшей фитомассой (7.9 т/га) отличаются сообщества дерезы.

Значительную роль в динамике органического вещества в кустарнико-

вых галофитных сообществах играет травяной покров, накапливающий от 2.3 до 10.1 т/га фитомассы.

Во всех описанных кустарниковых сообществах наибольшая фитомасса приходится на подземную часть фитоценоза.

Характерной особенностью кустарниковых галофитных сообществ поймы Амударьи является наличие огромной массы отмерших органических остатков, особенно в их подземной сфере. Максимальная мортмасса присуща тамарисковым и солянoколосниковым сообществам как наиболее динамичным в современной пойме.

По запасам органического вещества и фитомассы кустарниковые сообщества поймы Амударьи значительно уступают не только древесным тугаям (Гладышев, Родин, 1977), но и ряду травяных фитоценозов (Гладышев, 1973). Однако если сравнить продуктивность пойменных галофитных кустарников с сообществами солончаков других природных районов (Родин, 1961; Родин, Базилевич, 1965; Базилевич и др., 1973), продуктивность которых значительно ниже, то можно убедиться, что именно эдафические условия сдерживают развитие последних, а не биологические или физиологические особенности эдификаторов.

ЛИТЕРАТУРА

Аширова А. А. (1971). Растительность долины и дельты Амударьи и ее хозяйственное значение. Ашхабад. — Базилевич Н. И., Л. Е. Родин, А. И. Горина. (1973). Продуктивность и биологический круговорот в солончаковых сообществах. В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л. — Бейдеман И. Н. (1960). Изучение фенологии растений. В кн.: Полевая геоботаника. М.—Л. — Бейдеман И. Н. (1962). Транспирация растений в Кура-Араксинской низменности при различном увлажнении и засолении почв. В кн.: Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. М.—Л. — Верник Р. С., З. И. Майлун. (1956). Основные черты растительности низовьев Амударьи и ее районирование. В кн.: Материалы по производительным силам Узбекистана, 2. Ташкент. — Веттштейн Р. (1903). Руководство по систематике растений, 1 и 2. М. — Гладышев А. И. (1973). Фитомасса травянистых фитоценозов поймы Амударьи. В кн.: Итоги исследований по МБП (1966—1970 гг.). Ашхабад. — Гладышев А. И., Б. Б. Кербабаев. (1974). Сезонная динамика и особенности фенологического развития растительности поймы Амударьи. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 4. — Гладышев А. И., Л. Е. Родин. (1977). Структура и распределение фитомассы в тугайных лесных сообществах поймы среднего течения Амударьи. Бот. ж., 62, 1. — Граве Н. П. (1936). Тугайные джунгли низовьев Амударьи. М. — Дробов В. П. (1947). Тугайная растительность Каракалпакской АССР. Изв. АН УзССР, 5. — Дробов В. П. (1950). Тугайная древесная и кустарниковая растительность Каракалпакской АССР. В кн.: Материалы по производительным силам Узбекистана, 1. Ташкент. — Зактрегер И. Я. (1927). Тугайные леса нижнего течения р. Амударьи. — Карягдыев Н. Н. (1959). Флора и растительность Теджeнского района. Тр. лабор. озеровед. АН СССР, VIII. — Кербабаев Б. Б. (1954). Джангильная растительность поймы Амударьи. Тр. инст. биол. АН Туркм. ССР, I. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, I. — Красильников П. К. (1968). О классификации корневых систем деревьев и кустарников. В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л. — Никитин В. В. (1957). Сорная растительность Туркмении. Ашхабад. — Никитин С. А. (1966). Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. М. — Победимова Е. Г. (1935). Растительность прибрежных песков и пустынь Карабугаза. Тр. Почвен. инст. АН СССР, II. — Покутный В. П. (1931). Опыты лесоразведения в пойме реки Амударьи. Тр. Туркменской лесокультурно-опытной станции, 1. — Родин Л. Е. (1961). Динамика растительности пустынь. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. — Родин Л. Е., Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. — Румянцева А. А. (1959). Кустарники галофиты, их экология и возможность использования в агролесомелиорации засоленных песков. Тр. Инст. земледелия, II, Ашхабад. — Русанов Ф. Н. (1934). Растительность дельты Амударьи и ее хозяйственное значение. В кн.: Каракалпакия, II, Л. — Русанов Ф. Н. (1949). Среднеазиатские тамариксы. Ташкент. — Рустамов И. Г. (1965). Соотношение надземной и подземной масс растительности в некоторых пустынных сообществах. Бот. ж., 50, 5. —

Шалыт М. С. (1960). Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 2.

Институт ботаники
АН ТуркмССР,
Ашхабад
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 II 1977.

SUMMARY

Halophytic shrub communities of the Amudarya riverbed, represented by phytocoenoses of *Tamarix* sp. sp.+*Halostachys caspica* ass., *Lycium ruthenicum* ass. and *Halimodendron halodendron* ass., produce upto 49.1 tons per hectar of phytomass, whereas the all-in-all amount of organic matter reaches 85.4 tons per hectar. An important role in the dynamics of accumulation and decomposition of organic substance is attributed to the grass cover, its phytomass forming from 2.3 to 10.1 t/h. The main bulk of the phytomass and the mortmass in shrub communities is formed by their underground part.

In respect of organic matter storage, shrub communities are second not only to arboreous tugais, but also to a number of grass communities of Amudarya river valley.

УДК 581.162.4 : 582.5/.9

С. Н. Коробова

ДВИЖЕНИЕ СПЕРМИЕВ В ПЫЛЬЦЕВОЙ ТРУБКЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

S. N. KOROBOVA. THE MOVEMENT OF THE SPERMS IN THE POLLEN TUBE OF THE ANGIOSPERMS

Исходя из того, что движение генеративной клетки и спермиев в пыльцевой трубке очень сходно с движением в ней вегетативного ядра, предполагается, что оно в обоих случаях вызывается аналогичными причинами.

Движение вегетативного ядра в пыльцевой трубке обусловливается теми же общими клеточными закономерностями, от которых зависит и локализация ядра, и его перемещение в любых клетках в процессе их онтогенеза. Таким образом, то, что обычно называют движением спермиев и генеративной клетки в пыльцевой трубке, по-видимому, аналогично закономерному перемещению ядер, которое имеет место в некоторых других развивающихся клетках и связано с односторонним разрастанием и специфической поляризацией пыльцевой трубки. Рассматривается возможная роль каллозных пробок в локализации спермиев и генеративной клетки у верхушки пыльцевой трубки.

Мужские и женские гаметы покрытосеменных формируются, как известно, в различных органах растения — тычинках и семяпочках. Для того чтобы осуществилось оплодотворение, мужским гаметам — спермиям — необходимо преодолеть расстояние от места их образования до женских гамет. Перенос спермиев от тычинки до рыльца осуществляется вместе с пыльцевым зерном и к «движению» спермиев отношения не имеет. Далее спермии перемещаются внутри пестика от рыльца к женским половым клеткам. Каким образом это происходит?

У низших растений мужские гаметы обладают самостоятельной подвижностью. Они перемещаются к женским половым клеткам в жидкой среде с помощью специальных органов движения — ресничек, или жгутиков. У спермиев покрытосеменных эти органы, как известно, отсутствуют, однако спермии перемещаются к зародышевому мешку, преодолевая нередко значительные расстояния. Вопрос о том, как осуществляется передвижение спермиев у покрытосеменных растений, привлекал внимание ботаников еще с конца прошлого века и послужил поводом для создания целого ряда гипотез. В основном обсуждался вопрос — движутся ли спермии активно, самостоятельно, или пассивно, т. е. увлекаются токами цитоплазмы.

С. Г. Навашин (1909) и особенно Е. Н. Герасимова-Навашина (1951, 1954) тщательно проследили путь пыльцевой трубки в пестике и передвижения спермиев в зародышевом мешке. Позднее их данные были подтверждены работами многих других исследователей как на световом, так и на электронномикроскопическом уровне. Из этих работ следует, что движение спермиев в пестике естественно разделяется на ряд этапов: 1 — движение спермиев в пыльцевой трубке; 2 — движение спермиев в зародышевом мешке:

а) движение через синергиду, завершающееся выходом спермиев в промежуток между апикальным концом яйцеклетки и центральной клеткой;

б) расхождение спермиев в противоположные стороны и проникновение их в оплодотворяемые клетки (яйцеклетку и центральную клетку);

в) движение спермиев внутри оплодотворяемых клеток к их ядрам.

Некоторые авторы, например К. Ю. Кострюкова и Г. К. Бенецкая (1958), указывают, что принципы движения спермиев в пыльцевой трубке и в зародышевом мешке аналогичны. Следует все же отметить, что движение спермиев на различных этапах происходит в разных условиях: в пыльцевой трубке они находятся внутри генетически родственной им (сестринской) вегетативной клетки, а в зародышевом мешке их движение осуществляется в протопластах чужеродных им клеток зародышевого мешка. При этом, двигаясь через синергиду, спермии находятся в протопласте быстро дегенерирующей клетки. Что же касается яйцеклетки и центральной клетки, то в их цитоплазме перемещаются уже не целые спермии, а только их ядра. Не исключено, что на разных этапах причины движения спермиев могут оказаться различными.

В настоящей работе рассматривается только движение спермиев в пыльцевой трубке.

Поскольку речь идет о движении, исключительный интерес представляет исследование живых пыльцевых трубок. К настоящему времени трудами многих исследователей накоплен большой фактический материал, полученный в результате прижизненного изучения поведения спермиев в пыльцевых трубках; сделано несколько отличных микрокинофильмов (М. С. Навашин и др., 1959, 1960, 1963; Полунина и Свешников, 1959; Полунина, 1961; Литвак и Колесников, 1965, 1966; Литвак и Якимов, 1971, и др.). Все это послужило основой для современных гипотез о причинах движения спермиев.

Следует отметить, что хотя целью исследований было познание механизма движения спермиев, основное внимание большинства авторов было направлено на изучение движения не столько самих спермиев, сколько генеративной клетки, из которой они образуются. По-видимому, сходство характера движения спермиев и генеративной клетки в пыльцевой трубке дало исследователям основание полагать, что механизмы их движения идентичны. Поэтому, вероятно, большинство исследований было проведено на амариллисовых и лилейных, т. е. растениях, имеющих крупную, удобную для наблюдения генеративную клетку, которая длительное время находится в пыльцевой трубке.

Нами проведено прижизненное изучение пыльцевых трубок у *Zea mays*, растения с трехклеточной пыльцой, у которого в пыльцевую трубку выходят спермии, и у *Scilla sibirica*, у которой (как у всех лилейных) деление генеративной клетки происходит после ее выхода в пыльцевую трубку.

Характерно, что данные, полученные различными авторами в результате прижизненного изучения пыльцевой трубки, очень сходны, а интерпретация их нередко прямо противоположна. В настоящее время сторонники «активности» движения спермиев базируются главным образом на следующих фактах: «целеустремленное» движение генеративной клетки и спермиев только в одном направлении — к кончику пыльцевой трубки, несмотря на то что часть цитоплазмы пыльцевой трубки движется в обратном направлении; способность генеративной клетки после нескольких «попыток» преодолевать препятствия (например сужение пыльцевой трубки); случай несинхронного движения генеративной клетки с окружающей ее цитоплазмой пыльцевой трубки; остановка генеративной клетки в период ее деления, в то время как окружающая ее цитоплазма пыльцевой трубки продолжает двигаться. Все это свидетельствует, по мнению сторонников «активности», о независимости движения генеративной клетки и спермиев от движения цитоплазмы пыльцевой трубки и, следовательно, об их самостоятельном активном движении. К. Ю. Кострюкова, которая в ряде работ высказала четко сформулированные представления об активном движении генеративной клетки и спермиев в пыльцевой трубке, расценивает свою гипотезу как подтверждение и развитие гипотезы

С. Г. Навашина о самостоятельной подвижности мужских половых элементов. Действительно, в работах 1898, 1900 и 1909 гг. он высказал мысль о том, что спермии обладают самостоятельной подвижностью. Этим предположением была сделана попытка устранить недостатки гипотезы Страсбургера (Strasburger, 1884), который полагал, что спермии и в пыльцевой трубке, и в зародышевом мешке пассивно увлекаются токами цитоплазмы. Гипотеза Страсбургера не могла объяснить, почему в яйцеклетку и центральную клетку попадают только спермии и не проникает излившееся содержимое пыльцевой трубки. Навашин обнаружил в зародышевом мешке сложноцветных и лилейных удлиненные спермии очень извитой формы и предположил, что такая форма свидетельствует о том, что спермии совершают червеобразные движения и с их помощью активно «пробиваются» в оплодотворяемые клетки, а инертная, не способная к активным движениям цитоплазма пыльцевой трубки остается во впадине между яйцеклеткой и центральной клеткой. Следует обратить внимание, что Навашин в упомянутых работах допускает самостоятельную подвижность не гамет в целом, т. е. клеток, а лишь их ядер, и то только в очень короткий промежуток времени — между выходом их из пыльцевой трубки и проникновением в яйцеклетку и центральную клетку. Позднее, убедившись, что не у всех растений ядра спермиев имеют червеобразную форму, С. Г. Навашин (1927) решительно отказался от гипотезы об их самостоятельной подвижности. Гипотеза же Кострюковой предполагает, что способностью к самостоятелвному движению наделены не ядра спермиев, а спермии-клетки целиком (и генеративная клетка также), и не только в зародышевом мешке, но и в пыльцевой трубке. Напомним, что свою гипотезу о самостоятельной подвижности клеток-спермиев и генеративной клетки Кострюкова и ее последователи основывают не на извитой форме спермиев, а на совершенно иной группе фактов (см. выше). Конкретные причины и механизмы самостоятельного передвижения мужских гамет сторонниками этого направления не исследовались. Имеются лишь предположения о том, что в основе его лежит хемотаксис, т. е. что перемещение генеративной клетки и спермиев происходит подобно перемещению простейших к источнику питания (Кострюкова, Бенецкая, 1958). Неясен также вопрос о конкретном «двигателе» самостоятельно перемещающихся спермиев и генеративной клетки. Как уже говорилось, ни жгутиков, ни ресничек эти клетки не имеют (тем более, ядра спермиев). Амебоидное движение спермиев, описанное Стеффеном (Steffen, 1953) у *Galanthus nivalis*, не является универсальным, так как у других растений не обнаружено. Например, у амариллисовых наблюдается лишь очень медленное вращение генеративной клетки вокруг ее продольной оси, что, по мнению К. Ю. Кострюковой и Г. К. Бенецкой (1958), и сообщает ей поступательное движение. Причиной этого вращения, согласно А. И. Литваку и С. М. Колесникову (1965), возможно, является периодическое волнообразное сокращение продольных тяжей цитоплазмы генеративной клетки.

Гипотеза пассивного перемещения генеративной клетки и спермиев в ее современной интерпретации была выдвинута М. С. Навашиным и его сотрудниками в 1959 г. и более детально разработана в дальнейших работах (М. С. Навашин и др., 1960, 1963; М. С. Навашин, 1968, 1969). Эта гипотеза далека от примитивного объяснения движения спермиев с помощью тока цитоплазмы в духе Страсбургера. С точки зрения этой гипотезы генеративная клетка (так же как и спермии) имеет избирательное физико-химическое сродство к восходящему току цитоплазмы, в котором она всегда располагается. Этот ток и увлекает ее к кончику пыльцевой трубки. Исходя из предполагаемого различия восходящего и нисходящего токов цитоплазмы (например по разнонаправленным градиентам концентрации веществ) М. С. Навашин (1968) предположил, что недалеко от кончика пыльцевой трубки должна быть зона, в которой состояние цитоплазмы обоих встречных токов уравнивается. Здесь должно прекратиться предполагаемое сродство генеративной клетки к одному из токов

и, следовательно, должно прекратиться ее поступательное движение. О пассивном перемещении генеративной клетки током цитоплазмы свидетельствует, по мнению Навашина, ее форма, обратная форме падающей капли, тогда как активное движение генеративной клетки вызвало бы притупление ее переднего конца (из-за сопротивления среды) и заострение заднего. Таким образом, исходя из гипотезы М. С. Навашина, можно объяснить многие факты, которые используются в качестве аргументов сторонниками активного движения спермиев, например движение генеративной клетки и спермиев только к кончику пыльцевой трубки, «преодоление» препятствий, пребывание генеративной клетки и спермиев на более или менее постоянном расстоянии от кончика пыльцевой трубки. Наиболее важным, на наш взгляд, в гипотезе М. С. Навашина является представление о том, что генеративная клетка и окружающая ее цитоплазма пыльцевой трубки не являются взаимно инертными, а находятся в тесной взаимосвязи физико-химического характера.

Следует, однако, отметить, что сторонники обеих гипотез рассматривают генеративную клетку и спермии как структуры, обладающие специфическими, только им свойственными качествами — либо способностью к самостоятельному движению, либо особого рода сродством к определенному току цитоплазмы пыльцевой трубки, вольно или невольно связывая эти качества с особой «генеративной» ролью этих образований. Между тем в пыльцевой трубке многих растений присутствует еще одна структура, которую никак нельзя причислить к «генеративным», это вегетативное ядро. До сих пор никто не попытался проанализировать поведение вегетативного ядра в связи с интересующим нас вопросом о движении спермиев. Не касаясь функций вегетативного ядра (его усиленной метаболической активности на определенных этапах развития, возможной роли при делении генеративной клетки и т. п.), рассмотрим лишь его движение в растущей пыльцевой трубке. Если вегетативное ядро не дегенерирует в пыльцевом зерне (как у сложноцветных, некоторых злаков и многих других растений), если оно не заходит в тупиковую дополнительную пыльцевую трубку (что иногда имеет место при искусственном культивировании), а выходит из пыльцевого зерна в ту же пыльцевую трубку, что и генеративная клетка или спермии, то оно, как правило, ведет себя точно так же, как они. Вегетативное ядро обычно выходит в пыльцевую трубку одновременно или почти одновременно с генеративной клеткой (или спермиями). Если же по какой-либо причине его выход задерживается, то позднее оно обязательно догоняет ушедшую вперед генеративную клетку (или спермии) и далее они будут двигаться совместно, группой. Если же задерживается выход генеративной клетки, то «догонять» будет она. Прижизненные наблюдения показывают, что вегетативное ядро может, так же как и генеративная клетка, двигаться не синхронно с окружающей его цитоплазмой пыльцевой трубки, останавливаться, когда останавливается генеративная клетка, «преодолевать» те же препятствия и т. д. В конце концов оно вместе со спермиями попадает в зародышевый мешок. Отсюда напрашивается один вывод, что вегетативное ядро обладает всеми теми же специфическими свойствами, обеспечивающими движение, что и генеративная клетка и спермии. Однако вегетативное ядро является не чем иным, как истинным ядром пыльцевой трубки, которая в свою очередь есть не что иное, как разросшаяся вегетативная клетка пыльцевого зерна. Поэтому движение вегетативного ядра в пыльцевой трубке, по-видимому, следует рассматривать как перемещение ядра в цитоплазме его собственной клетки. С этой точки зрения логично предположить, что не вегетативное ядро обладает специфическими свойствами генеративной клетки, способствующими его передвижению, а, напротив, генеративная клетка и спермии в силу каких-то причин движутся в пыльцевой трубке подобно ее ядру. Возможно, какую-то роль играет то обстоятельство, что и вегетативное ядро и генеративная клетка (и спермии) имеют размеры одного порядка; не исключено, что определенную роль играет сходство строения оболочек этих структур и т. д.

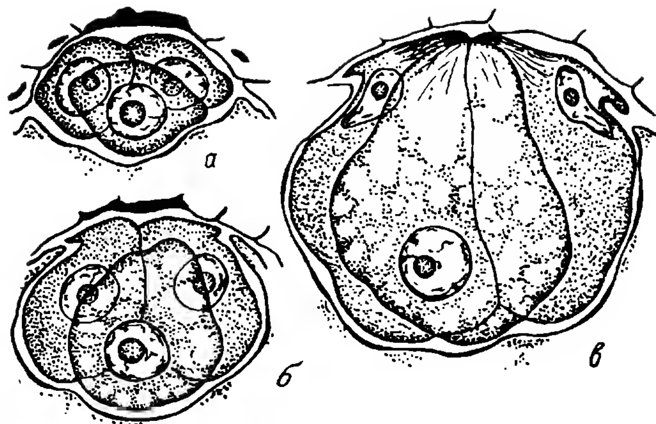


Рис. 1. Изменение положения ядер клеток яйцевого аппарата в процессе развития зародышевого мешка кукурузы (*а—в*).

Но, может, есть какая-то особая специфика в поведении вегетативного ядра в пыльцевой трубке по сравнению с поведением ядер в других клетках? Рассмотрим этот вопрос. Совершенно очевидно, что расположение ядра в любой клетке не случайно. В клетках различных типов локализация ядра различна, но у каждого типа вполне определенна. Например, ядра меристематических клеток обычно находятся в центре, а во многих дифференцированных клетках они располагаются эксцентрично. Конкретные физико-химические причины локализации ядра в определенном месте клетки пока неизвестны. Можно лишь в общей форме предположить, что локализация ядра, которое является неотъемлемой частью протопласта, есть результат его взаимодействия с остальными компонентами клетки, т. е. что ядро располагается в том месте, где уравновешиваются все воздействия на него остальных частей клетки. Место равнодействия всех сил, влияющих на ядро и определяющих его местоположение, Герасимова-Навашина (1954) назвала «динамическим центром» клетки.

Далее следует отметить, что во многих типах клеток в течение их онтогенеза ядра изменяют свое первоначальное положение. По-видимому, это связано со следующими обстоятельствами. Известно, что в процессе развития клетки могут сильно изменяться: меняются их объем, форма, физиологическое состояние, нередко возникает явственный физиологический градиент, который находит свое морфологическое выражение в полярном расположении клеточных структур. Совершенно очевидно, что с изменением клетки в онтогенезе связано изменение внутриклеточных взаимодействий, что несомненно ведет к перемещению ядра в новый «динамический центр». Примером такого закономерного «онтогенетического» перемещения ядер при изменении клеток в процессе развития может служить поведение ядер в клетках яйцевого аппарата у многих растений. Ядра, первоначально занимавшие центральное положение (рис. 1, *а*), позднее смещаются ближе к оболочкам клеток (*б—в*). Характерное смещение ядер синергид в базальную часть клеток, а ядра яйцеклетки — в противоположную сторону, по-видимому, свидетельствует о разной направленности физиологических градиентов этих типов клеток. Также закономерно происходит перемещение полярного ядра при развитии зародышевого мешка (рис. 2, *а—в*). В онтогенезе каждого растения злаков регулярно повторяются перемещения ядер при развитии микроспор, несомненно связанные с изменением поляризации этих клеток (Романов, 1965; Орел, 1972). Так, на определенном этапе развития ядро микроспоры перемещается из центра к оболочке напротив поры (рис. 3, *а—в*). Далее после деления микроспоры вегетативное ядро переходит на сторону, противоположную генеративной клетке (*г—з*), а позднее и последняя перемещается к вегетативному ядру (*и*). На этот пример

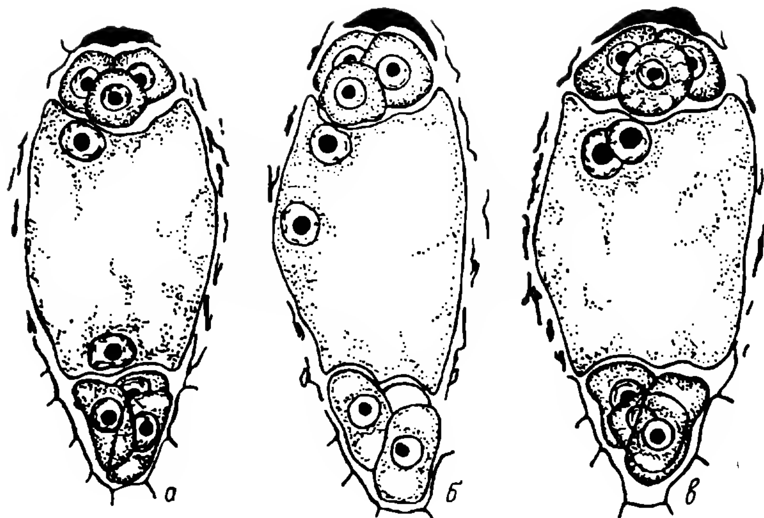


Рис. 2. Сближение полярных ядер в зародышевом мешке кукурузы (*а—в*).

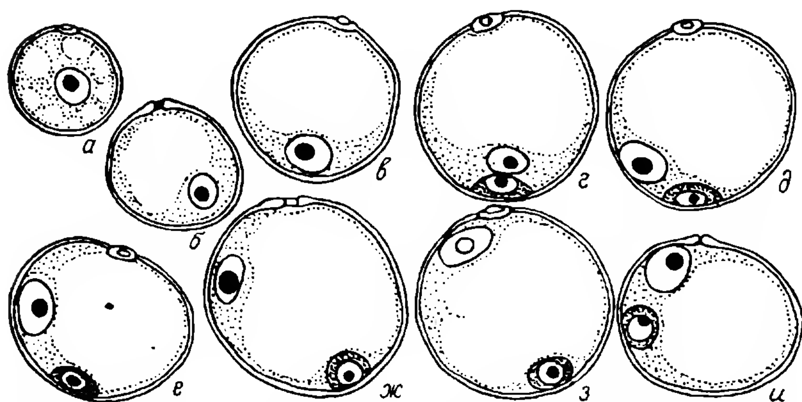


Рис. 3. Передвижение ядер и генеративной клетки при развитии пыльцевого зерна ржи (*а—и* — по Орел, 1972).

следует обратить особое внимание, так как генеративная клетка ведет себя здесь подобно вегетативному ядру: сначала она перемещается по узкому пристенному слою цитоплазмы в то место, куда уже переместилось вегетативное ядро (*и*), а затем по мере нарастания синтеза цитоплазмы вегетативной клетки генеративная клетка, так же как и вегетативное ядро, перемещается внутрь протопласта вегетативной клетки (рис. 4, *а*).

Следует отметить, что по данным ряда исследователей (Александров, Александрова, 1952; Орел, 1972, и др.), изучавших живые клетки, а также и по нашим наблюдениям за развитием микроспор кукурузы, in vitro локализация ядер и их перемещение в любой клетке не зависят от движения ее цитоплазмы.

По нашим представлениям, поведение вегетативного ядра в пыльцевой трубке в принципе ничем не отличается от поведения ядер в других развивающихся клетках. При прорастании пыльцевого зерна изменяются форма и объем вегетативной клетки (рис. 5), в ней возникает продольный физиологический градиент (Бритиков, 1954, и др.). Можно полагать, что при этом несомненно изменяется система внутренних взаимодействий, определяющих положение вегетативного ядра, и естественно ожидать его смещения. Это ядро, как известно, смещается в сторону пыльцевой трубки и в конце концов выходит в нее (рис. 5, *а—в*). Очевидно, именно

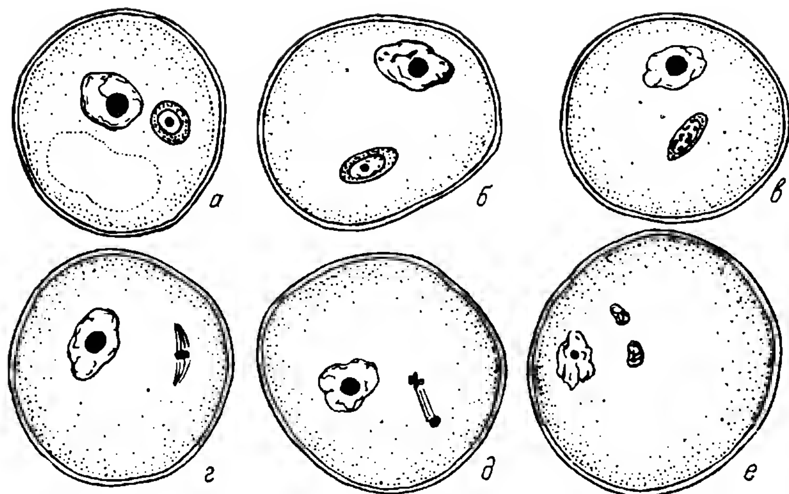


Рис. 4. Деление генеративной клетки в пыльцевом зерне кукурузы; трансформация вегетативного ядра после образования спермиев (*а—д* — по Коробовой, 1961).

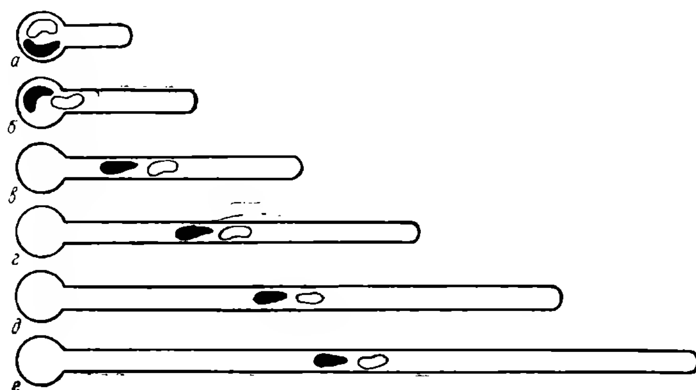


Рис. 5. Схема движения вегетативного ядра и генеративной клетки в пыльцевой трубке (*а—е*).

там, где располагается в данный момент вегетативное ядро, уравновешиваются все его взаимодействия с остальными компонентами разросшейся вегетативной клетки. При дальнейшем росте пыльцевой трубки вновь и вновь изменяются ее объем, форма и физиологическое состояние. Вследствие этого многократно меняется место уравновешивания всех воздействий на вегетативное ядро и оно вынуждено каждый раз перемещаться в новый «динамический центр» (*г—е*).

Поскольку, как уже сказано, генеративная клетка (или спермии) выходят в пыльцевую трубку и движутся в ней точно так же, как вегетативное ядро, можно предположить, что явление, обычно рассматриваемое как движение генеративной клетки или спермиев в пыльцевой трубке, аналогично закономерному онтогенетическому перемещению ядер в развивающихся клетках и происходит в связи с односторонним разрастанием и специфической поляризацией вегетативной клетки — гамоцита (этим термином Е. Н. Герасимова-Навашина (1951, 1954) обозначила пыльцевую трубку покрытосеменных с находящимися в ней спермиями, которая, как она полагает, является выработанным в процессе эволюции приспособлением для наилучшего обеспечения доставки мужских половых элементов в зародышевый мешок).

Большинство фактов, полученных путем наблюдений на живом материале, находят свое объяснение с помощью изложенных выше представлений, которые в краткой форме уже были высказаны нами ранее (Коробова, 1974). Например, как можно объяснить многократные «попытки» генеративной клетки выйти из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку? Как уже было сказано, «необходимость» такого выхода, по нашему мнению, вызывается смещением «динамического центра» вегетативной клетки, связанным с ее разрастанием. По-видимому, установление нового равновесия в ее протопласте происходит не мгновенно и локализация нового «динамического центра», вероятно, происходит не сразу, что может обусловить некоторые колебательные движения как вегетативного ядра, так и генеративной клетки. Кроме того, генеративная клетка у амариллисовых очень велика и может войти в просвет пыльцевой трубки, если попадет в ее отверстие своим узким концом. Но такое точное попадание с первого раза маловероятно. Наблюдения показывают, что генеративная клетка сначала прижимается к этому отверстию боком или субтерминально. Но так как «необходимость» выхода ее в пыльцевую трубку становится все острее по мере продолжающегося роста гамоцита, генеративная клетка после нескольких колебательных движений (очевидно, связанных с толчками, получаемыми от движущейся цитоплазмы вегетативной клетки) в конце концов попадает своим концом в отверстие пыльцевой трубки и протискивается в ее просвет. Вегетативное ядро у амариллисовых по величине сходно с генеративной клеткой и, как и следовало ожидать, выходит в пыльцевую трубку одновременно с ней (как правило, первым).

В некоторых случаях, например у кукурузы, выход вегетативного ядра в пыльцевую трубку значительно запаздывает по сравнению со спермиями (Коробова, 1962, 1974). Как можно объяснить это явление?

Известно (Коробова, 1961), что в пыльцевом зерне кукурузы в период интенсивной метаболической активности вегетативное ядро превышает по размерам всю генеративную клетку (рис. 4, *а*, *б*). Но после образования спермиев оно начинает уменьшаться, постепенно исчезает его ядрышко, нарастает хроматизация ядра в виде тонкой сеточки (рис. 4, *е*; рис. 6, *а—г*). К моменту выхода спермиев в пыльцевую трубку вегетативное ядро еще не успевает закончить свою трансформацию и имеет такие форму и размеры, которые, по-видимому, препятствуют его прохождению через довольно узкую пору (рис. 6, *а—в*). После того как закончится трансформация, в ходе которой вегетативное ядро, по-видимому, приобретает большую эластичность, способность изменять свою форму, оно удлиняется, утончается и, наконец, выходит в пыльцевую трубку (рис. 6, *д—е*). Там оно быстро перемещается в «динамический центр» гамоцита или, что то же самое, «догоняет» спермии, которые уже находятся в упомянутом «центре». Далее все они движутся уже компактной группой (рис. 6, *ж*).

Обычно спермии (или генеративная клетка) и вегетативное ядро движутся на некотором (непостоянном), хотя и очень близком расстоянии друг от друга. Возможно, что это как-то связано с их индивидуальными физико-химическими различиями (например с энантиоморфностью спермиев). Не исключено, что некоторые различия спермиев (или генеративной клетки) и вегетативного ядра определяют соответствующие различия в их взаимодействии с остальными компонентами гамоцита и вследствие этого каждый из них располагается в своем «динамическом центре». В то же время сходство этих структур обусловливает территориальную близость их «динамических центров». Возможно, существует и взаимовлияние этих структур.

Поскольку локализация и движение ядер в любой клетке не обнаруживают связи с движением цитоплазмы, несинхронность движения вегетативного ядра, а также и генеративной клетки и спермиев с движением цитоплазмы пыльцевой трубки не должно вызывать удивления, если мы допустим, что эти структуры ведут себя подобно ядрам других клеток.

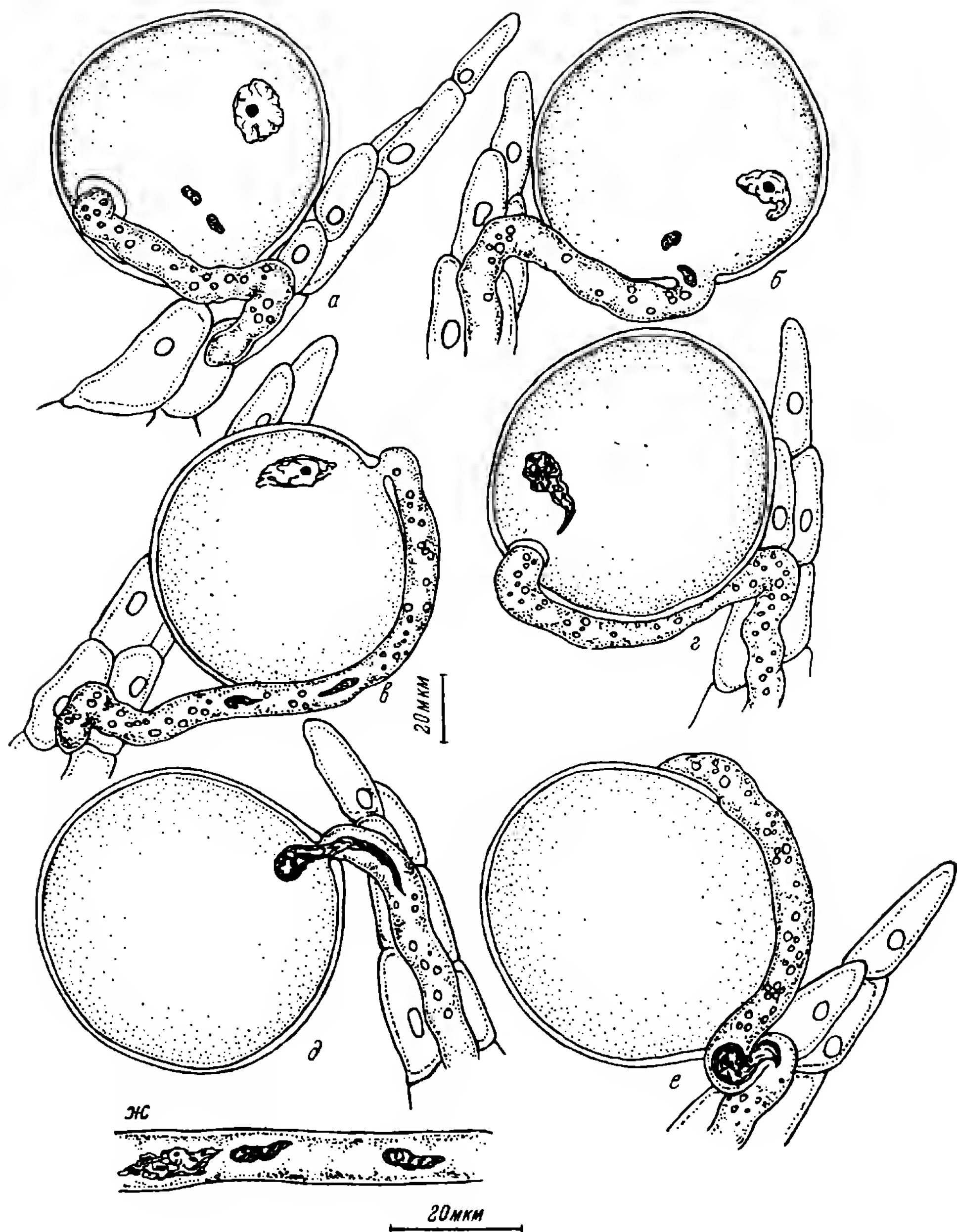


Рис. 6. Прорастание пыльцевого зерна кукурузы и выход спермиев и вегетативного ядра в пыльцевую трубку (*а—е*).

Спермии и вегетативное ядро в пыльцевой трубке (*ж*), (*а—ж* — по Коробовой, 1962).

Как уже было сказано, генеративная клетка (так же как и спермии и вегетативное ядро) перемещается по направлению к «динамическому центру» гамоцита, все время меняющему свое положение вследствие роста гамоцита. Естественно, что она располагается в восходящем токе цитоплазмы, которая движется в том же направлении, так как здесь генеративная клетка испытывает наименьшее сопротивление при своем перемещении. Возможно, что на этом этапе имеет место «сродство» генеративной клетки к цитоплазме восходящего тока, которое можно рассматривать как одно из постулируемых физико-химических взаимодействий, способствующих перемещению генеративной клетки в «динамический центр» гамоцита. По достижении «динамического центра» генеративная клетка останавли-

вается, а цитоплазма восходящего тока продолжает двигаться дальше — к кончику пыльцевой трубки. Различные сочетания скорости движения генеративной клетки и окружающей ее цитоплазмы пыльцевой трубки обусловливают форму генеративной клетки. В редких случаях, наблюдавшихся некоторыми авторами (Полунина, 1961, и др.), когда генеративная клетка имеет форму падающей капли, она, очевидно, движется быстрее окружающей ее цитоплазмы. Обычно же она перемещается медленнее цитоплазмы, что и вызывает отмечаемое многими исследователями притупление заднего и заострение переднего концов. «Толчки» неритмично движущейся цитоплазмы пыльцевой трубки, а также действие в разных сочетаниях нескольких разнонаправленных струй цитоплазмы, на которые, по свидетельству некоторых исследователей (например Кострюкова и Бевецкая, 1958), могут разбиваться два основных тока — восходящий и нисходящий, по-видимому, являются причиной колебательных движений генеративной клетки, спермиев и вегетативного ядра, в том числе и вращения генеративной клетки вокруг своей продольной оси, о котором упоминает ряд авторов (Кострюкова, Бенецкая, 1958; Литвак, Колесников, 1965, и др.).

Остановка генеративной клетки во время деления, описываемая некоторыми авторами (Полунина и Свешников, 1959; Литвак, Колесников, 1965, и др.), с нашей точки зрения, возможна лишь в том случае, если в это время в гамоците не происходит каких-либо изменений, которые могли бы привести к изменению положения «динамического центра». Подтверждение этого мы обнаружили на рисунке в работе Литвака и Колесникова (1965), где приведены четыре фотографии одной и той же пыльцевой трубки, сделанные через определенные промежутки времени в течение 70 мин. (рис. 7, *а—г*). За это время, как отмечают авторы, генеративная клетка, находящаяся в профазе деления, не сдвинулась с места. Между тем на фотографиях видно, что и сама пыльцевая трубка за это время нисколько не выросла. Если пыльцевая трубка в период деления генеративной клетки не растет, можно полагать, что не изменяется характер ее внутриклеточных взаимодействий (определяющих положение ядра), вследствие чего не меняется и локализация генеративной клетки.

И, наконец, почему генеративная клетка и спермии всегда находятся на более или менее постоянном расстоянии от кончика пыльцевой трубки? Можно попытаться представить себе дело таким образом. Со времен Страсбургера (1878) известно, что в пыльцевых трубках образуются так называемые каллозные пробки. В ряде работ (Bobilioff-Preisser, 1917; Brink, 1924, и др.) показано, что они регулярно закладываются на определенном расстоянии (специфичном для вида) от кончика пыльцевой трубки. Регулярность их заложения видна и на рисунках ряда других авторов — Borthwick (1931), Iwanami (1956), Поддубной-Арнольди (1958) (рис. 8, *а—в*). По составу эти пробки сходны с оболочкой пыльцевой трубки (Цингер, Петровская-Баранова, 1967). Следовательно, в каждый данный момент (у исследованных растений) кончик пыльцевой трубки представляет собой как бы самостоятельную клетку довольно ограниченных размеров. Это подтверждают опыты Бринка (1924), который обрезал кончик пыльцевой трубки сразу же за ближайшей к нему пробкой, и этот отрезок продолжал нормально расти в течение 6 час., пока Бринк за ним наблюдал. По нашим представлениям именно в «динамическом центре» этой «верхушечной» клетки пыльцевой трубки и располагаются генеративная клетка или спермии и вегетативное ядро, если оно выходит в пыльцевую трубку.

О причинах отложения каллозы в пыльцевых трубках нет единого мнения. Некоторые авторы полагают, что оно вызывается механическими причинами и носит случайный характер (Müller-Stoll, Lerch, 1957; Цингер, Петровская-Баранова, 1967). Однако хотя реакция на случайные механические повреждения несомненно и имеет место, но все же вряд ли может быть причиной столь регулярного образования пробок. Нам представляется заслуживающей внимания точка зрения Бринка (1924), кото-

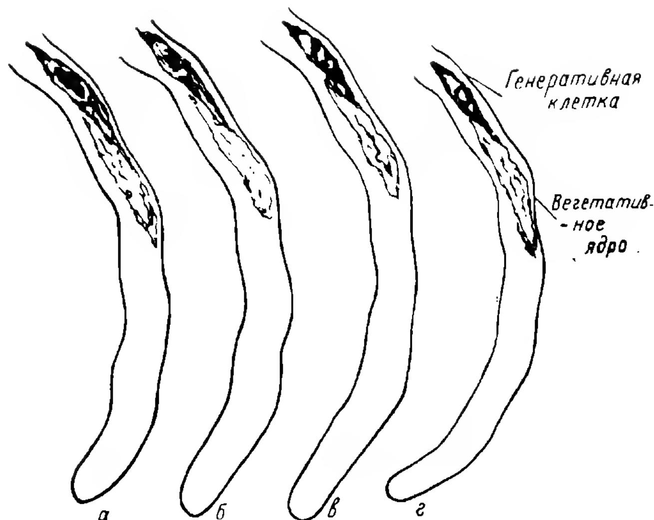


Рис. 7. Профаза деления генеративной клетки в пыльцевой трубке (*а—г* — по Литваку и Колесникову, 1965).

рый полагал, что отложение каллозы связано с понижением активности протопласта, выражающемся в замедлении скорости роста пыльцевой трубки. По его наблюдениям, при менее интенсивном росте пыльцевой трубки каллозные пробки закладываются чаще. С этим согласуются данные Литвака и Колесникова (1966), которые обнаружили ненормально большое число каллозных пробок в пыльцевой трубке кукурузы, которая очень медленно росла по поверхности стилодия и не будучи в состоянии внедриться в него делала остановки около каждого межклетника. При несовместимых скрещиваниях в медленно растущих пыльцевых трубках также формируется большее, чем обычно, число каллозных пробок (Тиру, 1959, и др.). Очевидно, с этим связано и дополнительное отложение каллозы в старых частях пыльцевой трубки, которые уже утрачивают свою жизнедеятельность. Если отложение каллозы действительно связано с понижением скорости роста пыльцевой трубки, то следует признать, что для регулярного формирования каллозных пробок необходимо столь же регулярное замедление роста пыльцевых трубок. Как известно, именно этим свойством пыльцевые трубки обладают. Ряд исследователей, начиная с М. С. Навашина (Навашин и др., 1959), убедительно показали, что пыльцевые трубки растут ритмично. Периодические остановки роста, по мнению М. С. Навашина, связаны с периодами синтеза в кончике пыльцевой трубки веществ, необходимых для построения оболочки в последующий период роста.

Итак, если допустить, что отложение каллозы действительно как-то связано с понижением активности, т. е. с замедлением роста пыльцевой трубки, то регулярное чередование периодов роста и покоя, обусловленное периодичностью синтетических процессов в кончике пыльцевой трубки, представляется отличным механизмом, обеспечивающим регулярность отсечения верхушки пыльцевой трубки очередной пробкой.

Таким образом, гамоцит (во всяком случае у многих растений) не является единой клеткой, объединяющей пыльцевое зерно и пыльцевую трубку. Вместо одной клетки имеется своеобразное образование, состоящее из целого ряда безъядерных фрагментов, не способных к росту и лишь сохраняющих на определенном этапе остатки жизнедеятельной цитоплазмы (см., например, Iwanami, 1956), которая затем резорбируется, и одной, сравнительно небольшой полноценной жизнедеятельной «верхушечной» клетки. Только этот верхушечный участок пыльцевой трубки

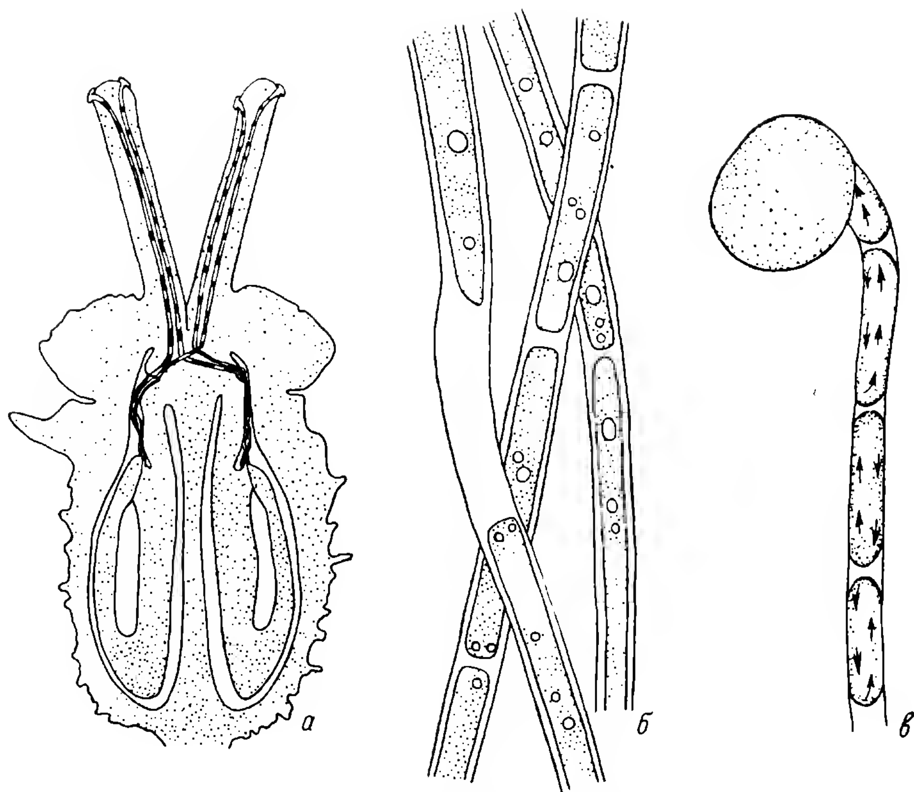


Рис. 8. Каллозные пробки в пыльцевых трубках.

а — морковь (по Borthwick, 1931); *б* — орхидные (по Поддубной-Арнольди, 1958); *в* — по Iwanami, 1956.

способен к активному росту, нередко обладает собственным (вегетативным) ядром и всегда содержит либо генеративную клетку, либо спермии, которые, возможно, как-то заменяют истинное ядро этой клетки, если оно отсутствует.

В свете того, что было сказано, мы можем теперь представить себе передвижение генеративной клетки (или спермиев) и вегетативного ядра следующим образом. При прорастании пыльцевого зерна вследствие изменения состояния его протопласта, формы и объема генеративная клетка (или спермии), а в некоторых случаях и вегетативное ядро выходят в пыльцевую трубку, где и «уравновешиваются» в каком-то определенном месте («динамическом центре») до следующего периода роста пыльцевой трубки (рис. 9, *а*, *б*). После того как пыльцевая трубка вновь немного удлиннится, генеративная клетка, как и вегетативное ядро, переместится в новый «динамический центр» (рис. 9, *в*). Последующий период покоя вызовет образование каллозной пробки, после чего генеративная клетка и вегетативное ядро вновь переместятся — теперь уже в «динамический центр» только что отделившейся небольшой «верхушечной» клетки (рис. 9, *г*). После следующего периода роста произойдет новое перемещение генеративной клетки и вегетативного ядра в «динамический центр» значительно выросшей «верхушечной» клетки (рис. 9, *д*). В течение последующего периода покоя вновь образуется каллозная пробка и генеративная клетка и вегетативное ядро вынуждены будут переместиться в «динамический центр» отделенной второй пробкой «верхушечной» клетки (рис. 9, *е*), и т. д. Таким образом, регулярное формирование каллозных пробок может обеспечить последовательное перемещение генеративной клетки и спермиев всегда только в сторону растущего кончика пыльцевой трубки и локализацию их на более или менее определенном расстоянии от ее верхушки. Поскольку рост пыльцевой трубки и формирование кал-

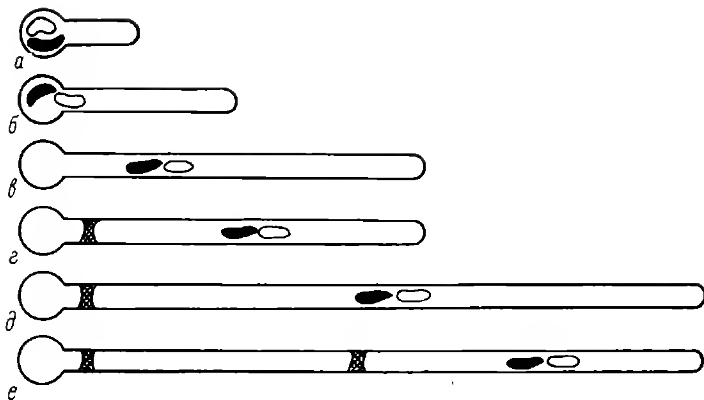


Рис. 9. Схема движения вегетативного ядра и генеративной клетки в пыльцевой трубке с формирующимися каллозными пробками (*а*—*е*).

лозной пробки занимают какой-то отрезок времени, новое «равновесие», по-видимому, тоже устанавливается не сразу. Этим, возможно, и объясняется различная скорость передвижений генеративной клетки, спермиев и вегетативного ядра, чередующихся с периодами их покоя, что хорошо заметно при прижизненных наблюдениях.

Интересно сравнить растущий гамоцит с движущейся животной клеткой, например амебой. Амеба при передвижении образует «вырост» — ложноножку, куда постепенно перетекает вся масса ее цитоплазмы и перемещается ее ядро. Передвигаясь на новое место, амеба, если можно так выразиться, «перетаскивает» с собой свое ядро. Нечто подобное происходит и с гамоцитом. Последний периодически образует «вырост» в сторону завязи, в него перемещаются его ядро (т. е. вегетативное ядро), а также генеративная клетка (или спермии), старые же части пыльцевой трубки (в отличие от того, что происходит у амебы) регулярно отсекаются каллозными пробками.

Пока остается открытым вопрос: у всех ли покрытосеменных в пыльцевых трубках образуются каллозные пробки? В настоящее время они обнаружены у очень многих видов растений. Анализ литературных данных показывает, что те авторы, которые исследуют пыльцевые трубки специально с этой целью, как правило, находят в них каллозные пробки. Однако Шох-Бодмер (Schoch-Bodmer, 1945), изучая пыльцевые трубкв у *Fagopyrum esculentum* не обнаружил в них каллозных пробок. Некоторые другие авторы также указывают, что у части пыльцевых трубок, культивируемых на искусственной среде, каллозные пробки не образуются. К сожалению, не имеется данных о том, как ведут себя в этом случае вегетативное ядро и генеративная клетка или спермии. Если же действительно существуют растения, в нормальных пыльцевых трубках которых не образуются каллозные пробки, можно предположить, что аналогичную им роль в изоляции живого протопласта кончика пыльцевой трубки у них может играть вакуоль, заполняющая более старый ее участок. В целом в таких пыльцевых трубках локализация спермиев и подобных им структур, по-видимому, должна определяться очень резко выраженным продольным физиологическим градиентом всего гамоцита, который может обусловить расположение спермиев, генеративной клетки и вегетативного ядра у одного из его полюсов, а именно — у кончика растущей пыльцевой трубки.

Все же образование каллозных пробок в пылвцевых трубках, по-видимому, является наиболее простым и надежным механизмом локализации спермиев (а также генеративной клетки и вегетативного ядра) в растущем кончике пыльцевой трубки и тем самым наилучшим образом способствует доставке мужских половых элементов к зародышевому мешку. Появляющиеся в печати сведения об обнаружении каллозных пробок

в пыльцевых трубках у все увеличивающегося числа видов растений вселяют надежду на большую распространенность (а может быть, и универсальность) этого явления.

Высказанные мною предположения, разумеется, нуждаются в дальнейшей экспериментальной проверке, поскольку работ такого плана почти не имеется, особенно это касается образования каллозных пробок. Не исследованы причины и механизмы регулярного заложения каллозных пробок. Неизвестно также, совпадают ли ритмы заложения каллозных пробок с ритмом роста пыльцевой трубки, чем обусловливается образование пробки на совершенно определенном расстоянии от кончика пыльцевой трубки (примерно на расстоянии 200 мкм от кончика пыльцевой трубки у *Scilla*, по Бринку (1924) и т. д.

Что же касается конкретных механизмов движения спермиев и генеративной клетки, то они (как мы старались показать в данной статье) являются, по-видимому, частным случаем более общего вопроса о конкретных механизмах локализации (и перемещения) любых клеточных ядер. К сожалению, эта проблема до настоящего времени практически не исследована.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., О. Г. Александрова. (1952). К физиологии зародышевого мешка. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 3. — Бритиков Е. А. (1954). К физиолого-биохимическому анализу прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Тр. инст. физиол. раст., 8, 2. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1951). Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 2. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Докт. дисс. БИН. — Коробова С. Н. (1961). Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у кукурузы. ДАН СССР, 136, 1. — Коробова С. Н. (1962). Эмбриологическое изучение кукурузы. Канд. дисс. ЛГУ. — (Коробова С. Н.) Korobova S. N. (1974). On the behaviour ot sperms in the process of fertilization of higher plants. In: Fertilization in Higher Plants. Amsterdam. — Кострюкова К. Ю., Г. К. Бенецкая. (1958). Подтверждает ли дальнейшее развитие эмбриологии учение С. Г. Навашина о самостоятельной подвижности мужских гамет покрытосеменных? Изв. АН АрмССР, 11, 9. — Литвак А. И., С. М. Колесников. (1965). Использование микрокиносъемки в изучении процессов развития мужского гаметофита покрытосеменных растений. В кн.: Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений, 3. — Литвак А. И., С. М. Колесников. (1966). О развитии пыльцевых зерен и росте пыльцевых трубок у кукурузы. В кн.; Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений, 4. — Литвак А. И., Л. М. Якимов. (1971). Развитие мужского гаметофита винограда. Тр. Молд. НИИ садовод., виноград., и винодел., 18. — Навашин М. С. (1968). Пыльцевая трубка покрытосеменных растений как полярнодифференцированная система. Тез. докл. Всес. симпоз. по эмбриологии растений. Киев. — (Навашин М. С.) Navashin M. S. (1969). On the nature of movement of generative cell in the pollen tube and problem of the localization of cell elements. Rev. Cytol. et Biol. veget., 32. — Навашин М. С., З. В. Болховских, Л. М Макушенко. (1959). Морфологическое исследование пыльцевой трубки. Тез. координац. совещ. по проблеме «Узловые вопросы цитологии». — Навашин М. С., З. В. Болховских, Л. М. Макушенко. (1960). Прижизненное исследование пыльцевой трубки. Тез. 3 Всес. совещ. эмбриологов. — Навашин М. С., Л. М. Макушенко, З. В. Болховских. (1963). Новые наблюдения над живыми пыльцевыми трубками. Тез. докл. 4 совещ. эмбриологов. — Навашин С. Г. (1898). Результаты пересмотра процессов оплодотворения у *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella*. Избр. труды (1951). — Навашин С. Г. (1900). Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. Избр. труды (1951). — Навашин С. Г. (1909). О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых покрытосеменных растений. Избр. труды (1951). — Навашин С. Г. (1927). Опыт структурного изображения свойств половых ядер. В сб. памяти И. П. Бородина.— Орел Л. И. (1972). Цитология мужской цитоплазматической стерильности кукурузы и других культурных растений. — Поддубная-Арнольди В. А. (1958). Исследование процесса оплодотворения у некоторых покрытосеменных растений на живом материале. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 6. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Полунина Н. Н. (1961). Микрокиносъемка при изучении пыльцы некоторых растений. В кн.: Морфогенез растений, 2. — Полунина Н. Н., А. Н. Свешников. (1959). Микрокиносъемка при изучении пыльцы и пыльцевых трубок у некоторых амариллисовых. ДАН СССР, 127, 1. — Романов И. Д. (1965). Специфические особенности развития пыльцы злаков. ДАН СССР, 162, 2. — Цингер Н. В., Т. П. Петровская-Баранова. (1967). Сферосомы пыльцевых трубок и их роль в синтезе про-

бок. ДАН СССР, 165, 2. — Bobilioff-Preisser W. (1917). Zur Physiologie des pollens. Beih. Bot. Centralbl., 1, 34. — Borthwick H. A. (1931). Development of the macrogametophyte and embryo of *Daucus carota*. Bot. Gaz., 92. — Brink R. A. (1924). The Physiology of pollen. Amer. J. Bot., 11. — Iwanami Y. (1956). Protoplasmic movement in pollen grains and tubes. Phytomorphology, 6. — Müller-Stoll W. R., G. Lerch. (1957). Über Nachweis Entstellung und Eingenschaffen der Kallosenbildungen in Pollenschlauchen. Flora, 144. — Schoch-Bodmer H. (1945). Über das Spitzenwachstum der Pollenschläuche. Schweiz. Bot. Ges. Ber., 55. — Steffen K. (1953). Zytologische Untersuchungen an Pollenkorn und Schlauch. Flora, 140. — Strasburger E. (1878). Über Befruchtung und Zellteilung. — Strasburger E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phanerogamen. — Tupy I. (1959). Callose formation in pollen tubes and incompatibility. Biol. Plant. (Praha), 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1975.

SUMMARY

Since the motion of generative cell and sperms in the pollen tube is much the same as the motion of vegetative nucleus in it, it is supposed that both are conditioned by analogus reasons.

At the same time the motion of the vegetative nucleus in the pollen tube is stipulated by the same general cellular regularities on which the localization of nucleus or its translocation in any other cells in the process of their ontogenesis depends. The drowing together of polar nuclei during the embryo sac development, the transposition of vegetative nucleus and generative cell in the course of development of pollen grain in grasses etc. can serve as examples of such regular ontogenetic translocations of nuclei.

Thas, what is usually called the motion of sperms and vegetative nucleus in the pollen tube is analogous to normal translocation of nuclei which occurs in some other developing cells as well and is due to one-sided growth and specific polarization of pollen tube.

УДК 582.675 : 581.331 : 537.533.35

Г. Я. Жукова, Т. Б. Соколовская

УЛЬТРАСТРУКТУРА АНТИПОД ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *ACONITUM NAPELLUS* L. (*RANUNCULACEAE*) ПЕРЕД ОПЛОДОТВОРЕНИЕМ

G. Ya. ZHUKOVA, T. B. SOKOLOVSKAYA. ULTRASTRUCTURE OF ANTIPODALS OF *ACONITUM NAPELLUS* L. (*RANUNCULACEAE*) EMBRYO SAC BEFORE FERTILIZATION

Электронномикроскопическое исследование антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* L. выявило новые интересные детали их структуры. Цитоплазма антипод перед оплодотворением характеризуется четко выраженной морфологической полярностью, а также исключительно большой насыщенностью органеллами, в первую очередь пластидами и митохондриями, несущими целый ряд признаков функциональной активности. Клеточная оболочка снабжена многочисленными протуберанцами, главным образом в межантиподальной и базальной зонах, где наблюдается особенно большая концентрация митохондрий. Полученные данные подтверждают высказывавшиеся ранее предположения об участии антипод *A. napellus* в транспорте питательных веществ из халазы в зародышевый мешок. Кроме того, полученные материалы свидетельствуют о том, что антиподы у этого вида в готовом к оплодотворению зародышевом мешке осуществляют также преобразование поступающих метаболитов. Исключительно высокая плотность рибосом, развитие длинных многослойных тяжей гранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭР), который наблюдается главным образом в ассоциации с вакуолярным аппаратом, позволяют предположить активный белковый синтез в этих клетках. Наличие крупных лопастевидных ядрышек подтверждает такое предположение. Интересной особенностью антипод *A. napellus* в описанный период их онтогенеза является отсутствие в них крахмала и липидных включений.

Изучение эмбриогенеза покрытосемениых растений предполагает не только познание процесса трансформации яйцеклетки в зиготу и ее дальнейшей дифференциации, но и детальное исследование сопутствующих процессов, протекающих в других элементах зародышевого мешка и обеспечивающих развитие зародыша. Так, до настоящего времени не ясна роль антипод в жизнедеятельности зародышевого мешка. Хорошо известно, каким большим морфологическим разнообразием характеризуются эти элементы зародышевого мешка у покрытосеменных растений (Поддубная-Арнольди, 1964, 1976; Bhatnagar, Johri, 1972). Антиподы различаются и своей жизнеспособностью. Эмбриологами давно подмечена у антипод некоторых покрытосеменных способность не только сохраняться длительное время в ходе эмбриогенеза, но и заметно увеличиваться в размерах или в числе. Такое явление наблюдается у некоторых *Berberidaceae*, *Papaveraceae*, *Ranunculaceae* (Huss, 1906), *Gentianaceae*, *Poaceae*, *Rubiaceae*, *Asteraceae* (см. Махешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1976), а также *Palmaceae* (Venkata Rao, 1959). Электронномикроскопические исследования антипод ряда покрытосеменных выявили их своеобразную ультраструктуру (Diboll, 1964, 1968; Diboll, Larson, 1966; B. Vazart, J. Vazart, 1966; Rodkiewicz, Mikulska, 1967; J. Vazart, 1968; Cocucci, Jensen, 1969; d'Alascio-Deschamps, 1973; Newcomb, 1973; Rifot, 1973). Они показали также перспективность подобных исследований не только для выяснения струитурной организации антипод, но и для понимания их функционального назначения в системе зародышевого мешка.

В связи с этим в лаборатории эмбриологии растений Ботанического института АН СССР (Ленинград) начато электронномикроскопическое исследование антипод *Aconitum napellus* — одного из представителей сем. *Ranunculaceae*. Это семейство, как уже было указано выше, отличается интересной особенностью строения и жизнедеятельности зародышевого мешка. По данным Виджаярагавана и Бандари (Vijayaraghavan, Bhandari, 1970), все его роды, за исключением *Adonis*, характеризуются сильным разрастанием антипод и даже их сохранением после оплодотворения.

Такая особенность антипод у представителей *Ranunculaceae* не могла остаться без внимания. Уже в конце прошлого столетия им было отведено значительное место в целом ряде эмбриологических исследований (Westermaier, 1890, 1896, 1898; Osterwalder, 1898). Особенно интересные результаты были получены благодаря изучению антипод *A. napellus*. Согласно данным Остервальдера (Osterwalder, 1898), антиподы этого вида (а их всегда 3) сильно разрастаются в ходе онтогенеза, принимая облик железистых образований. Этот процесс начинается еще в ходе созревания зародышевого мешка. Ко времени его полного созревания антиподы достигают половины длины зародышевого мешка и становятся видимыми невооруженным глазом. Этот процесс сопровождается резорбцией нуцеллуса и расширением халазального полюса зародышевого мешка. Антиподы могут сохраняться вплоть до созревания семени.

В настоящей работе представлены результаты исследования ультраструктуры антипод зрелого зародышевого мешка *A. napellus*.

Материал и методика

Объектом исследования служили семепочки *A. napellus* со сформированным 7-клеточным зародышевым мешком, состоящим из яйцевого аппарата, трех клеток антипод, достигающих середины зародышевого мешка, и центральной клетки с двумя полярными ядрами, находящимися в контакте друг с другом.

Семепочки *A. napellus* фиксировали 3%-ным глутаральдегидом на фосфатном буфере с постосмированием. Ультратонкие срезы материала, залитого в эпон 812, контрастировали цитратом свинца; проводили также предварительное контрастирование 1%-ным уранилацетатом в процессе спиртового обезвоживания материала. Исследование ультратонких срезов и съемку препаратов проводили в электронном микроскопе системы Jem-7a.

Результаты исследования

Форма антипод *A. napellus* очень своеобразна (рис. 1). Своим основанием, вытянутым в виде стебелька, антиподы погружены в глубь постамента. Основная же их часть, имеющая вид пузырей, тесно прижатых друг к другу и слегка заостренных на вершине, занимает почти всю халазальную половину зародышевого мешка.

Электронномикроскопическое исследование пузыревидной и стебелевидной частей антипод *A. napellus* вскрыло много новых интересных деталей структуры их цитоплазмы и клеточной оболочки. Еще Остервальдером (1898) было отмечено наличие отчетливых клеточных оболочек у этих элементов зародышевого мешка. На основании примененных им тестов этот автор пришел к заключению, что они содержат целлюлозу. Данные Остервальдера подтвердились позднее специальными микрохимическими исследованиями, но с одним лишь уточнением. Оказалось, что реакцию на целлюлозу оболочки антипод *A. napellus* дают не на всех фазах онтогенеза, а только после оплодотворения (Huss, 1906).

Анализ электронномикроскопических снимков показал, что антиподы готового к оплодотворению зародышевого мешка *A. napellus* действительно полностью окружены клеточной оболочкой. Однако электронномикро-

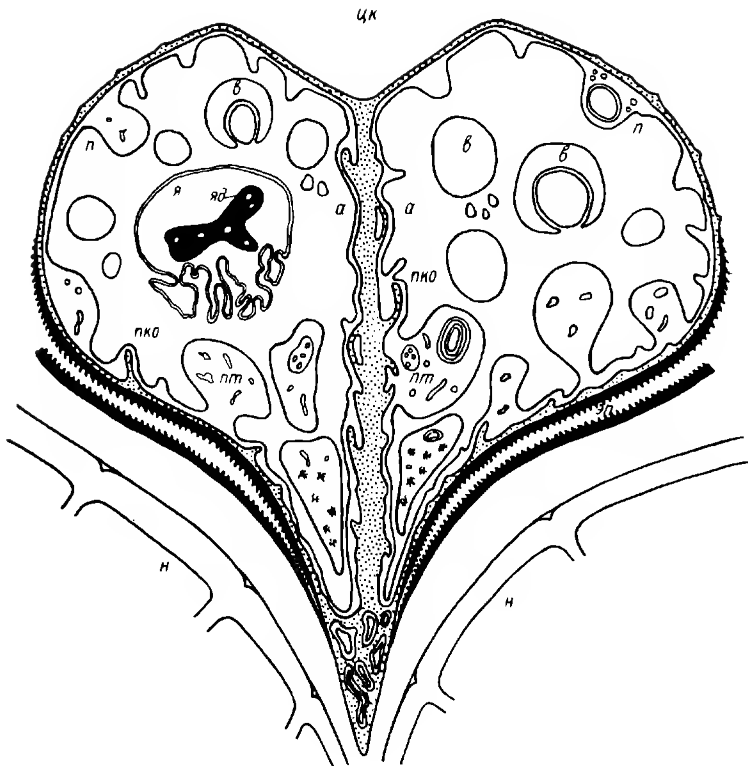


Схема организации халазального полюса зародышевого мешка *Aconitum napellus* L., перед оплодотворением (третья антипода не изображена).

а — антиподы; *цк* — центральная клетка; *н* — нуцеллус; *эп* — экстрацеллюлярное пространство; *пко* — протуберанцы клеточной оболочки антипод; *п* — плазмалемма; *пт* — парамуральные тела; *я* — ядро; *яд* — ядрышко; *в* — вакуоли.

скопическое исследование позволило выявить ее неоднородность в различных зонах антипод. Еще более неоднородной выглядит оболочка центральной клетки в месте ее контакта с антиподами. Микропилярный полюс антипод окружен электроннополупрозрачной оболочкой с неровными очертаниями на внутренней поверхности. Небольшие протуберанцы наблюдаются и на внутренней поверхности смежной с ней оболочки центральной клетки. Однако протуберанцы, направленные в сторону центральной клетки, имеют преимущественно вид червеобразных отростков. В этой зоне, как и в межантиподальной, клеточные оболочки характеризуются четко выраженной гранулярно-фибриллярной структурой. На фоне электроннопрозрачного матрикса хорошо прослеживаются четковидная упорядоченность в расположении гранул и ячеистое расположение фибрилл. Необходимо отметить также некоторое различие в электронной плотности оболочек антипод и оболочки центральной клетки у микропилярного полюса антипод, которое становится особенно явным на халазальном полюсе. Оболочка центральной клетки электронноплотная, с неровной поверхностью, контур ее на продольном срезе зародышевого мешка имеет вид бахромы. Подобная картина наблюдается как в базальной области пузыревидной части антипод, так и в их стеблевидной части (см. рисунок и табл. I, *1*, *2*; см. вклейку). В противоположность центральной клетке оболочка антипод сохраняет электроннополупрозрачный вид и в халазальном районе, однако структура ее претерпевает заметные изменения. В базальном районе она становится раза в три толще, чем в апикальном. Ее структура представляется аморфной. Внутренная поверхность ее снабжена многочисленными разветвленными выростами, которые придают антиподам вид передаточных клеток. Эти выросты особенно сильно развиты в месте контакта антипод друг с другом (см. рисунок

и табл. I, *3*), а также в их стеблевидной части. В основании последней они образуют лабиринт оболочки (см. рисунок и табл. I, *4*). Электронноплотный слой, приобретающий на срезе вид бахромы, окаймляет не только халазальный полюс антипод, включая их стеблевидную часть, но и смежную с антиподами часть стенки зародышевого мешка (см. рисунок). Свободным от этих слоев остается лишь узкий участок контакта кончика стеблевидной части антипод с окружающими клеточными оболочками (см. рисунок).

Халазальная часть центральной клетки вытянута в виде воронки. Она тонким слоем обволакивает основание антиподального комплекса в виде своеобразного футляра. Подобные воронковидные образования под антиподами, уходящие в халазу, описаны и у других представителей *Ranunculaceae—Ranunculus recurvatus* (Mottier, 1895) и *Aquilegia vulgaris* (Rifot, 1973). У *Aconitum napellus* узкое пространство этого образования заполнено многочисленными различного рода пузыревидными мембранными структурами как с электроннопрозрачным, так и электронноплотным содержимым. Наибольшее скопление преимущественно мембранных и трубчатых структур наблюдается в месте контакта стебелька антипод с клетками нуцеллуса (табл. I, *1*). Плазмодесм обнаружить не удалось ни в пограничных с центральной клеткой, ни в межантиподальных клеточных оболочках.

По данным светооптического исследования (Osterwalder, 1898), антиподы ко времени созревания зародышевого мешка богаты цитоплазматическим содержимым как в своей стеблевидной, так и в пузыревидной части. Согласно нашим электронномикроскопическим исследованиям цитоплазма антипод *A. napellus* характеризуется четко выраженной полярностью структуры, создаваемой за счет различий в строении клеточной оболочки, в вакуолизации цитоплазмы, в составе и структуре органелл.

Большой интерес представляет структура плазмалеммы антипод. На всем протяжении она образует многочисленные инвагинации самой различной формы и с разнообразным содержимым (см. рисунок; табл. I, II, *1*; IV, *2*; см. вклейки). Характерной ее чертой является также и то, что она, как правило, не повторяет контура выростов оболочки, а формирует самостоятельные причудливой формы образования, размеры которых на микропилярном и халазальном полюсах антипод резко различны (см. рисунок). В базальном районе пузыревидной части антипод и в их стеблевидной части инвагинации плазмалеммы приобретают исключительно крупные размеры, занимая большую часть их объема. Видимо, именно эти образования Остервальдер (1898) принял за крупную вакуоль, которую он наблюдал под ядром в базальной части одной из антипод *A. napellus*.

Одной из наиболее характерных черт ультраструктуры цитоплазмы антипод этого вида является исключительно высокая плотность рибосом — свободных, ассоциированных в полисомы и прикрепленных к мембранам эндоплазматического ретикулума (ЭР) (табл. II, *2*, *3* и табл. III, см. вклейки).

Гранулярный ЭР представляет собой одну из основных органелл цитоплазмы микропилярной области пузыревидной части антипод. Профили его в виде концентрически расположенных кругов приурочены главным образом к отдельным вакуолям, образуя вокруг них многослойные обкладки (табл. III, *1*). Встречаются также подобные ассоциации мембран ЭР с небольшими группами пластид и мелких вакуолей. Обильный гранулярный ЭР наблюдается лишь в микропилярной трети антипод.

Аппарат Гольджи представлен довольно многочисленными диктиосомами, состоящими из 4—6 плоских или слегка изогнутых цистерн с несколькими пузырьками около их полюсов. Диктиосомы встречаются в самых различных участках цитоплазмы пузыревидной части антипод.

В насыщенной органеллами пузыревидной части антипод наблюдается также много пластид. Это небольшие, чашевидной или неправильной

амебоидной формы органеллы с электронноплотной стромой и сильно развитым периферическим ретикулумом, трубочки которого с электроннопрозрачным содержимым пронизывают всю строму (табл. II, *2*, *3*; III, *2*, *3*; IV, *1*). На многих из полученных электронномикроскопических снимков наблюдаются глубокие инвагинации оболочки пластид в строму (табл. II, *2*, *3*; табл. III, *2*, *3*). Иногда встречаются отдельные тилакоиды. Судя по имеющимся снимкам, пластиды антипод отчленяют пузырьки, ограниченные двойной мембраной, судьбу которых проследить не удалось; их содержимое электроннопрозрачно (табл. IV, *1*). На некоторых срезах пластид можно наблюдать также наличие отдельных трубочек около оболочки и в глубине стромы. Полученные нами данные подтверждают подмеченную еще Остервальдером (1898) характерную особенность антипод *A. napellus* — отсутствие крахмала. Ни на одном из полученных нами срезов пластид крахмальных зерен не обнаружено.

Митохондрии антипод *A. napellus* отличаются от пластид прежде всего несколько меньшей электронной плотностью своей стромы, а также меньшими размерами. Форма их довольно разнообразна — от округлой до палочковидной. Для них характерны короткие, неравномерной ширины пузыревидные кристы. Еще одной отличительной особенностью митохондрий является рыхлая поверхность, которая создается благодаря наличию многочисленных эвагинаций, ограниченных одинарной мембраной (табл. III, *2*; IV, *1*, *2*). Эти эвагинации представляют собой продолжение крист. Получены снимки, свидетельствующие об отделении эвагинаций от митохондрий в виде пузырьков. Такая морфологическая особенность митохондрий не могла не привлечь к себе особого внимания. Оказалось, что описанная ультраструктура свойственна митохондриям всех различающихся по тем или иным признакам зон антипод. Необходимо остановиться еще на одной особенности митохондрий, касающейся их распределения в цитоплазме антипод. Эти органеллы встречаются во всех участках цитоплазмы, однако плотность их на единицу площади не везде одинакова. Особенно большие скопления митохондрий наблюдаются в тяжах цитоплазмы в районе межантиподальной клеточной оболочки, в стеблевидной части антипод и в базальном районе пузыревидной их части (табл. IV, *2*). Некоторая концентрация митохондрий обнаружена и вблизи парамуральных тел микропилярного полюса антипод. Какой-либо связи своеобразной ультраструктуры митохондрий с принадлежностью их к той или иной зоне антипод не отмечено. Более того, митохондрии яйцеклетки и центральной клетки зародышевого мешка *A. napellus* (табл. IV, *4*) имеют подобную ультраструктуру. Видимо, обнаруженное своеобразие ультраструктуры митохондрий связано не с функциональными особенностями антипод *A. napellus*, а с другими причинами, для выяснения которых необходимы дальнейшие исследования.

Еще одной структурной особенностью антипод, благодаря которой создается полярность их цитоплазмы, являются различия в вакуолизации микропилярного и халазального полюсов. Они были выявлены ранее с помощью светооптических исследований и позволили характеризовать цитоплазму пузыревидной части антипод как пенистую. Пенистость эта, судя по электронномикроскопическим снимкам цитоплазмы, возникает благодаря обилию мелких и средних вакуолей. Получены картины, рисующие последовательный ход роста одних вакуолей за счет поглощения содержимого других, более мелких. Около поглощающей вакуоли часто можно наблюдать небольшие скопления мелких вакуолей. Ближайшие к поглощающей вакуоли увлекаются в нее с помощью инвагинаций тонопласта (табл. III, *1*; IV, *3*). Именно поглощающие вакуоли окружены многослойными обкладками из мембран гранулярного ЭР, о которых говорилось выше.

Структура ядер антипод, располагающихся в пузыревидной их части, по данным светооптического исследования (Osterwalder, 1898), отличается от структуры ядер других клеток зародышевого мешка. Первые очень

крупные, сильно хроматизованные, с хорошо заметной ядерной оболочкой. Электронномикроскопическое исследование выявило наличие целой системы сложнейших по форме глубоких инвагинаций оболочки ядра, доходящих почти до его центра, где располагается крупное лопастевидное ядрышко (см. рисунок). Неправильная лопастевидная форма ядрышек отмечена и в ядрах антипод зрелого зародышевого мешка ячменя (Cass, Jensen, 1970).

Обсуждение и заключение

Многие ботаники еще в конце XIX в. пришли к заключению, что антиподы играют важную роль в питании зародышевого мешка и самого зародыша (Guignard, 1881; Westermaier, 1890, 1896; Osterwalder, 1898; Goldflus, 1898/1899; Ikeda, 1902; Lötscher, 1905; Huss, 1906). Трофическая функция антипод предполагалась на основании их расположения в нижней части семепочки в непосредственной близости к проводящей системе, увеличения числа и размеров их клеток и ядер, а также некоторых особенностей строения последних, в частности сильной хроматизации. Вестермайер (Westermaier, 1890, 1896), выдвигая гипотезу трофикофизиологической роли антипод, называл их аппаратом питания зародыша на определенном этапе его развития. Предположение о важной роли антипод у *A. napellus* в физиологии питания зародышевого мешка Остервальдер (1898) высказал на основании их местоположения и некоторых особенностей структуры как самих антипод (напоминающих железистые клетки), так и базальной части нуцеллуса. Исследование антипод сложноцветных дало основание для рассмотрения этих структур не только как центров абсорбции питательных веществ, но и как пищеварительных клеток (Goldflus, 1898/1899). Икеда (Ikeda, 1902) считал антиподы метаболическим центром абсорбции, переработки и транспорта питательных веществ из халазального района семепочки в зародышевый мешок. При этом Икеда, а до него Остервальдер высказали предположение о возможной ферментативной переработке антиподами окружающих их клеток нуцеллуса, как еще одном источнике питательных веществ.

Такое широкое понимание роли антипод разделялось, однако, не всеми эмбриологами. Так, в работе Хусса (Huss, 1906) антиподам *Berberidaceae*, *Papaveraceae*, *Ranunculaceae* отводилась лишь роль путепровода питательных веществ. Какую-либо активную роль антипод — резорбционную, перерабатывающую, гаусториальную или секреторную — он отрицал.

К этому же времени относятся и первые попытки обобщить большой фактический материал, выявивший огромное разнообразие в строении антипод. Сравнительно-морфологический анализ антипод покрытосеменных растений как самих по себе, так и в их взаимосвязи с тканями семепочки позволил выделить среди них 3 анатомо-физиологических типа (Lötscher, 1905). Согласно этой классификации, антиподы первого типа отличаются тем, что их функции состоят преимущественно в разрушении или резорбции окружающего нуцеллуса. Такие антиподы характерны для *Orchidaceae*, *Brassicaceae*, *Geraniaceae*, *Linaceae*, *Fabaceae*, *Primulaceae*, *Polemoniaceae*, *Scrophulariaceae*. Антиподы второго типа объединяют способность формировать клеточные комплексы, которые служат для трансформации питательных веществ, поступающих в зародышевый мешок. Они свойственны представителям *Poaceae*, *Araceae*, *Ranunculaceae*, *Mimosaceae*, *Caesalpiniaceae*. В таких семействах, как *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Zingiberaceae*, *Boraginaceae*, *Solanaceae*, также преобладает второй тип антипод, но в комбинации с третьим. У антипод третьего типа, присущих *Rubiaceae* и *Asteraceae*, одна из клеток или все клетки преобразуются в гаустории.

Очень важным положением этой работы является рассмотрение антипод как одного из звеньев целого комплекса (организма, по выражению автора) приспособлений, обеспечивающих питание зародышевого мешка

в семепочке. В этом трофическом аппарате семепочки на антиподы и остальные его структурные единицы в разных систематических группах растений могут ложиться различные функции; однако они находятся в постоянном тесном взаимодействии и во взаимозависимости друг от друга и от способа питания семепочки в целом. Так, например, у *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. (Pollock, Jensen, 1967; Schulz, Jensen, 1971) дезинтеграция эфемерных антипод вскоре после оплодотворения компенсируется развитием так называемой халазальной пролиферирующей ткани из клеток нуцеллуса. Последняя, судя по интенсивности включения меченых предшественников нуклеиновых кислот (тимидина и уридина), сохраняет высокую активность вплоть до сердечковидной стадии развития зародыша.

На основании морфологического исследования антипод злаков В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1946) также пришли к заключению об их физиологической активности. Функция антипод, по их мнению, состоит в осуществлении лизигенного процесса в ткани нуцеллуса, благодаря которому они продвигаются по направлению к халазальному району семеночки с его проводящей системой. Продукты разрушения клеток нуцеллуса идут на питание не самих антипод (прекращающих свою жизнедеятельность на ранней фазе развития зародышевого мешка), а других его элементов. Антиподы *Indigofera pulchella* Roxb. (*Fabaceae*), занимающие большую часть зародышевого мешка и сохраняющиеся некоторое время после оплодотворения, служат по мнению Макдэ (Makde, 1971), для запасания питательных веществ. Целый ряд исследователей уже на основании данных электронной микроскопии продолжает развивать представление о секреторной активности антипод (Diboll, Larson, 1966).

В данной статье, которая не является литературным обзором, мы не имеем возможности подробно останавливаться на всех работах, в той или иной степени касающихся вопроса о роли антипод в жизнедеятельности зародышевого мешка. Отметим только, что точка зрения о физиологической активности антипод разделяется очень многими исследователями (Александров, Александрова, 1946; Модилевский, 1953; Johri, 1962; Diboll, Larson, 1966; Masand, Kapil, 1966; J. Vazart, 1968, 1969; Makde, 1971; Newcomb, 1973; Rifot, 1973; Камелина, Яковлев, 1974; Никитичева, Терехин, 1976 и др.). Однако по-прежнему остается открытым вопрос, в чем именно заключается эта активность, какие функции несут антиподы в сложной системе снабжения зародышевого мешка покрытосеменных растений питательными веществами. Вполне вероятно, что функции антипод могут варьировать у разных видов. Вместе с тем есть основания полагать, что имеется и много общего в функциональной активности антипод покрытосеменных.

Еще светооптическими исследованиями было установлено морфологическое многообразие антипод покрытосеменных. Электронномикроскопические исследования последних лет выявили новые интересные детали их структуры и обнаружили новые различия. Почти у всех исследованных объектов отмечается наличие гранулярного ЭР, однако у одних это обильный ЭР в виде эргастоплазмы или концентрических кругов вокруг небольших вакуолей, например, у *Linum usitatissimum* (Vazart, 1968), *Helianthus annuus* (Newcomb, 1973), *Aquilegia vulgaris* (Rifot, 1973), *Stipa elmeri* (Maze, Lin Shu-Chang, 1975), *Aconitum napellus* — наши данные, а у других это длинные профили ЭР, тяготеющие к плазмалемме: *Zea mays* (Diboll, 1968), *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jensen, 1969), *Linum catharticum* (d'Alascio-Deschamps, 1973). Заметный полиморфизм наблюдается и в структуре пластид антипод. Достаточно сказать, что крахмал в пластидах отмечен лишь у *Zea mays* (Diboll, Larson, 1966), *Linum usitatissimum* (J. Vazart, 1969) и *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jensen, 1969). Большое морфологическое разнообразие антиподам придают различия в распределении плазмодесм в их клеточных оболочках и даже полное

их отсутствие у некоторых из исследованных видов, например у *Linum catharticum* (d'Alascio-Deschamps, 1973).

Наряду с указанными различиями можно выделить целый ряд ультраструктурных особенностей, которые характеризуют антиподы всех изученных объектов и существенным образом отличают их от других элементов зародышевого мешка. Многие исследователи отмечают большую насыщенность цитоплазмы антипод органеллами. У *Zea mays*, например, концентрация органелл в антиподах намного выше, чем в других элементах зародышевого мешка (Diboll, 1968). При этом подчеркивается также высокая степень дифференциации этих органелл. Исследование антипод позволило В. Г. Александрову и О. Г. Александровой (1946) еще на основании светооптических данных обратить внимание на сочетание в этой ткани специализированных и меристематических свойств. Это подтверждается современными данными электронной микроскопии. Именно о полумеристематическом состоянии антипод говорится в работе, посвященной электронномикроскопическому исследованию зародышевого мешка *Linum catharticum* (d'Alascio-Deschamps, 1973).

Остановимся на тех чертах ультраструктуры антипод, которые являются общими для многих из исследованных объектов и позволяют обсудить вопрос о возможных направлениях их специализации.

Одной из общих черт структурной организации антипод покрытосеменных является наличие внутренних выростов оболочек антипод, сосредоточенных главным образом в их базальной части. Эти выросты обнаружены у всех до сих пор исследованных объектов, включая *A. napellus*. Они позволяют считать антиподы разновидностью передаточных клеток. Возможная функциональная роль внутренних выростов оболочки таких клеток, а также место их дифференциации в системе растительных тканей довольно подробно освещены в литературе (Gunning, Pate, 1969; Pate, Gunning, 1969, 1972). Передаточные клетки, выполняющие роль промежуточного звена в транспорте воды и водных растворов, обнаруживаются обычно в тех местах, где наблюдается (или предполагается) усиленный ток растворов. Получены первые экспериментальные данные, подтверждающие роль передаточных клеток в направленном передвижении веществ (Pate et al., 1970).

Большой интерес представляют выявляющиеся вариации в структуре и местоположении выростов оболочки у антипод различных растений, гетерогенность оболочки антипод и контактирующей с ней части оболочки центральной клетки у *A. napellus*, а также различия в распределении плазмодесм в пределах антиподального комплекса у исследованных видов. Они могут свидетельствовать о возможных различиях в путях передвижения метаболитов внутри системы клеток халазального района, связывающей сосудистый пучок с зародышевым мешком. Так, например, у отдельных видов может отсутствовать обмен каким-либо из поступающих метаболитов между антиподами. Указанные вариации могут быть показателем различий и в составе поступающих из халазы метаболитов у разных растений. Об этом говорит, например, дискуссия о путях ближнего транспорта сахаров через передаточные клетки, которые одни исследователи видят в симпласте, а другие в апопласте (Гамалей, 1974). Вопрос о составе нагнетаемых антиподами растворов (различные сахара, аминокислоты, предшественники нуклеиновых кислот, нитраты и другие минеральные вещества и т. д.), а также о путях их передвижения безусловно требует специальных исследований. Для нас в настоящий момент очень важен сам факт дифференциации антипод по типу передаточных клеток. Он подтверждает неоднократно высказывавшееся многими эмбриологами предположение об участии антипод в транспорте питательных веществ в зародышевый мешок. Об этом же говорит и исключительно большая насыщенность цитоплазмы антипод органеллами, свидетельствующая об их высокой метаболической активности, а также высокая концентрация митохондрий в непосредственной близости от многочисленных парамуральных тел, особенно в базальной части антипод. Именно здесь, в месте

контакта антипод друг с другом и с клетками нуцеллуса, связывающими их с проводящей системой, должны протекать процессы, требующие больших затрат энергии. Это, с одной стороны, направленный ток метаболитов, а с другой — продолжающийся синтез выростов внутренней оболочки антипод.

Другой характерной чертой ультраструктурной организации антипод является обилие рибосом, как свободных (в том числе в форме полисом), так и связанных с мембранами ЭР. Это отмечено у *Linum usitatissimum* (J. Vazart, 1969), *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jensen, 1969), *Linum catharticum* (d'Alascio-Deschamps, 1973), *Helianthus annuus* (Newcomb, 1973), *Aquilegia vulgaris* (Rifot, 1973), *Stipa elmeri* (Maze, Lin Shu-Chang, 1975). Это свойственно и исследованному нами *Aconitum napellus*. Столь значительная концентрация рибосом в антиподах зародышевого мешка позволяет предположить преобладание в них процессов, связанных с белковым обменом. На возможность активного белкового синтеза в этих клетках указывает не только исключительно высокая плотность рибосом, но и обилие гранулярного ЭР. Исследованиями последних лет установлено, что одной из функций гранулярного ЭР является синтез белка. Внутренняя полость цистерн гранулярного ЭР служит для первоначальной аккумуляции полипептидных цепочек белка, которые синтезируются рибосомами, связанными с внешней поверхностью мембран ЭР.

Данные биохимического анализа метаболизма и внутриклеточного транспорта аминокислот и белков в семени покрытосеменных говорят о возможных вариациях в компартментации мест синтеза и мест аккумуляции вновь синтезируемых белков (Bain, Mercer, 1966; Öpik, 1968; Briarty et al., 1969; Dieckert, 1969; Bailey et al., 1970; Khoo, Wolf, 1970; Lewis et al., 1970). Авторадиографические исследевания в сочетании с электронной микроскопией позволили проследить путь меченого лейцина в клетках семядолей 60-дневных семян *Vicia faba* (Bailey et al., 1970). Первоначально эта метка была связана с ЭР, а затем через 25 мин. перемещалась в белковые тела. Эти данные позволили авторам придти к заключению, что синтез глобулина (основного запасного белка семени *Vicia faba*) осуществляется рибосомами гранулярного ЭР, в белковых же телах он аккумулируется. Путь переноса синтезированного рибосомами белка от ЭР к белковым телам пока не установлен.

Таким образом, обилие и морфологическое разнообразие рибосом дают все основания предположить, что антиподы зародышевого мешка *A. napellus* являются местом активного белкового синтеза. Известно, что многочисленные свободные рибосомы, обнаруживаемые преимущественно в форме полисом и не связанные с ЭР, характерны главным образом для растущих дифференцирующихся клеток, т. е. для клеток, в которых белок предназначается в основном для внутреннего использования. При этом отмечена также прямая зависимость количества свободных рибосом от скорости роста клеток. Наоборот, в клетках дифференцированных, например, секретирующих белок, рибосомы большей частью связаны с внешней поверхностью мембран ЭР. Антиподы *A. napellus* выделяются среди других элементов зародышевого мешка исключительно высоким содержанием как свободных, так и прикрепленных рибосом. Например, в центральной клетке зародышевого мешка рибосомы почти полностью отсутствуют (табл. IV, *4*). Они встречаются лишь на мембранах ЭР, которые в свою очередь представлены отдельными профилями, главным образом вдоль плазмалеммы в месте контакта с антиподами, а также структурами в виде концентрических кругов вокруг небольших групп органелл.

Столь высокая концентрация рибосом в антиподах зародышевого мешка *A. napellus* перед оплодотворением связана, по-видимому, в первую очередь с непрекращающимися вплоть до поздних фаз эмбриогенеза ростовыми процессами в этих клетках, т. е. наличием у них свойств меристемы, которые, однако, сочетаются в них со свойствами высокой специализации. Предположение о подобных особенностях антипод уже

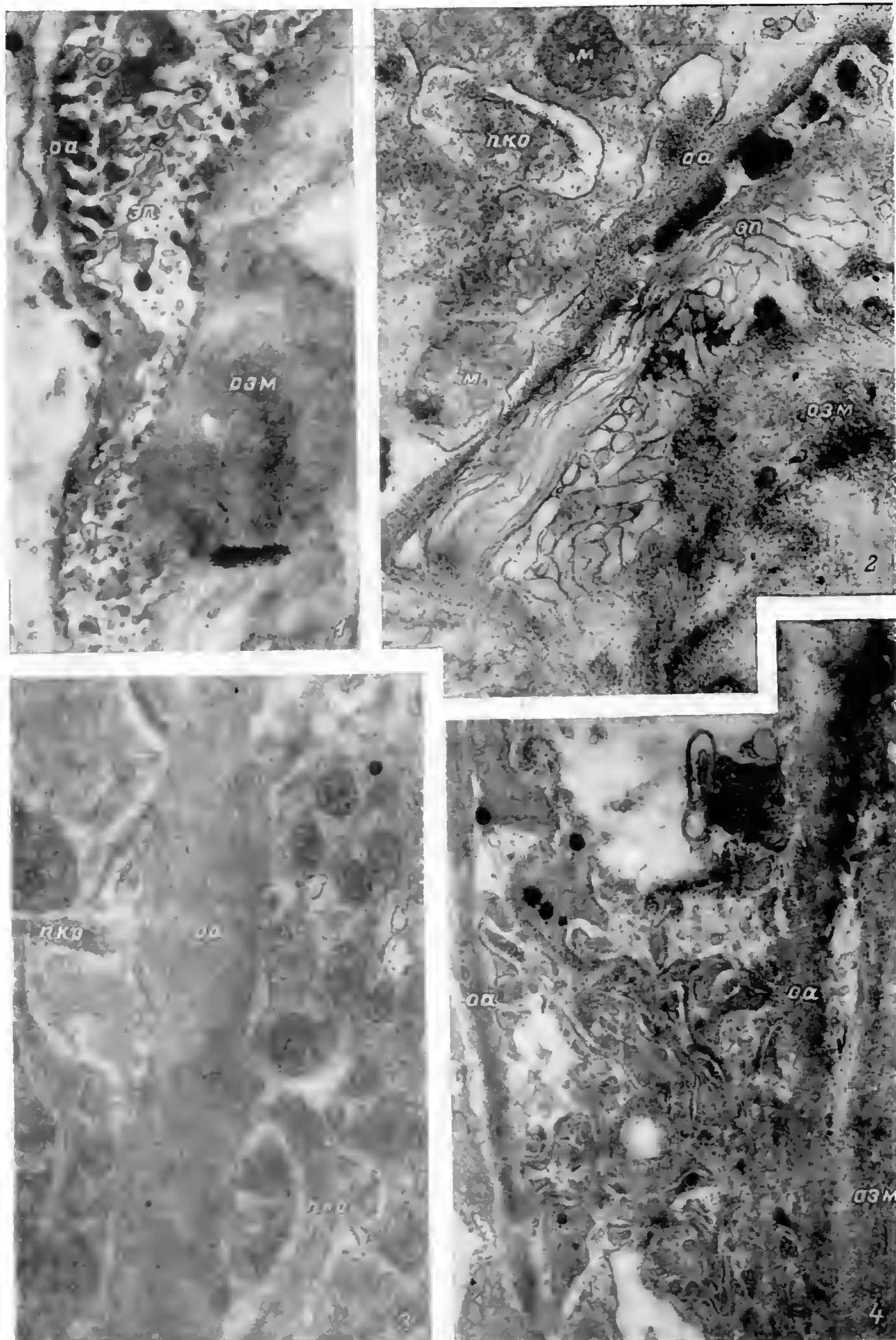
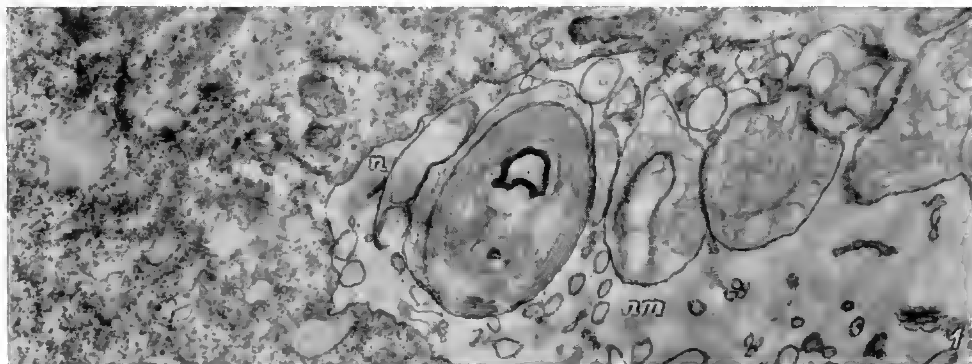


Таблица I

Фрагменты клеточной оболочки антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* перед оплодотворением.

1 — клеточная оболочка в зоне перехода от пузыревидной к стеблевидной части антипод (виден фрагмент оболочки зародышевого мешка и экстрацеллюлярное пространство между оболочками); *2* — то же самое (видны детали ультраструктуры экстрацеллюлярного пространства); *3* — межантиподальная оболочка (видны протуберанцы оболочки); *4* — лабиринт оболочки в основании стеблевидной части антипод. *1* — ×10 000, *2* — ×13 000, *3* — ×12 000, *4* — ×6 500.

Обозначения на табл. I—IV: *оа* — клеточная оболочка антипод, *пко* — протуберанцы клеточной оболочки антипод, *озм* — клеточная оболочка зародышевого мешка, *эп* — экстрацеллюлярное пространство, *п* — плазмалемма, *пт* — парамуральные тела, *м* — митохондрии, *лп* — лейкопласты, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *в* — вакуоли, *д* — диктиосомы.



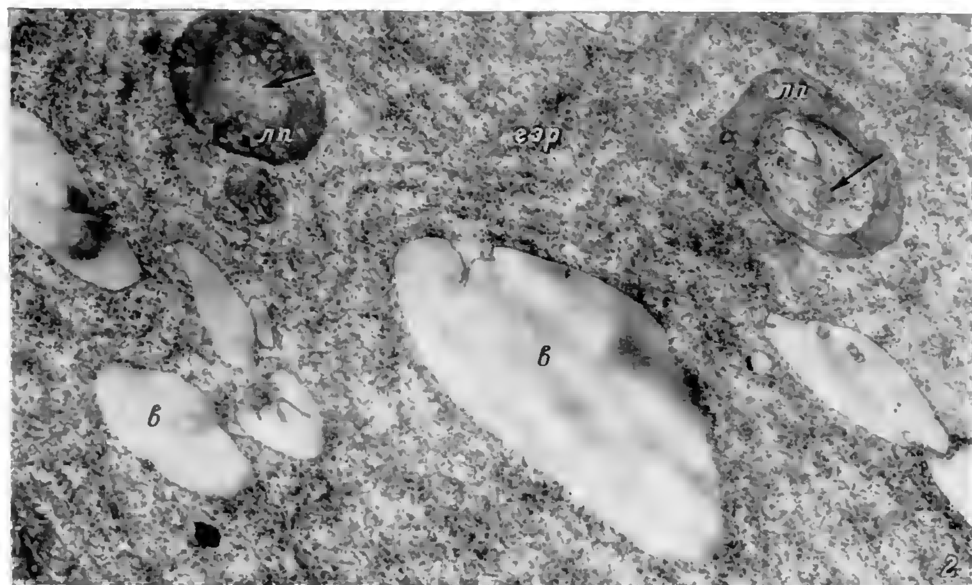
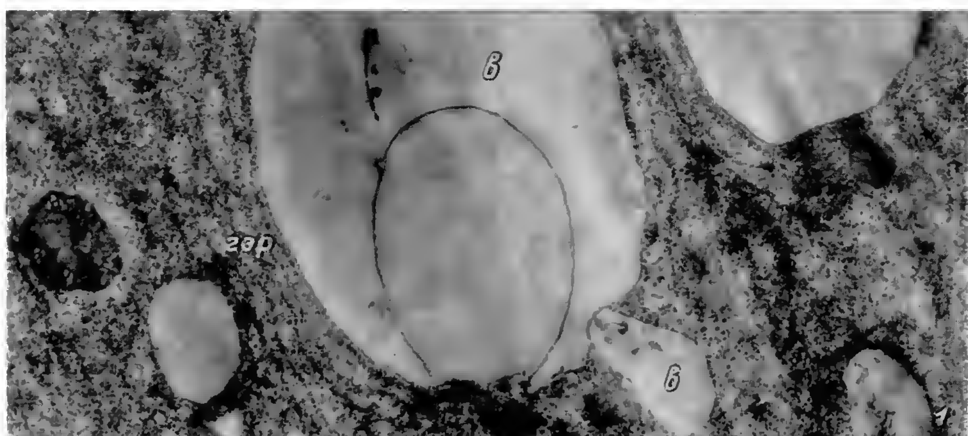


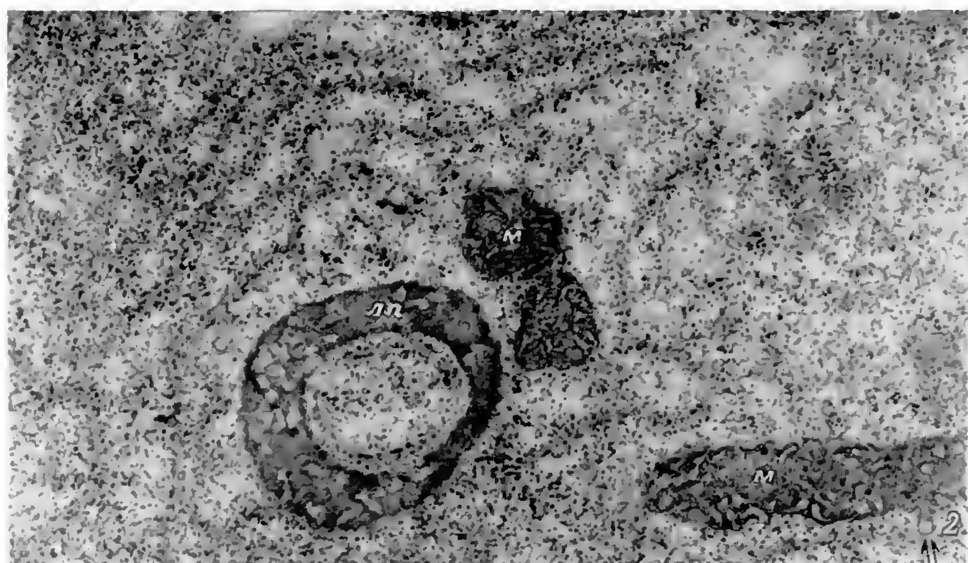


Таблица II

Фрагменты цитоплазмы пузыревидной части антипод *Aconitum napellus* L.

1 — включения парамурального тела в базальной части межантиподальной оболочки; *2, 3* — видны инвагинации лейкопластов (*стрелка*). *1* — ×12 000, *2* — ×12 000, *3* — ×19 000.





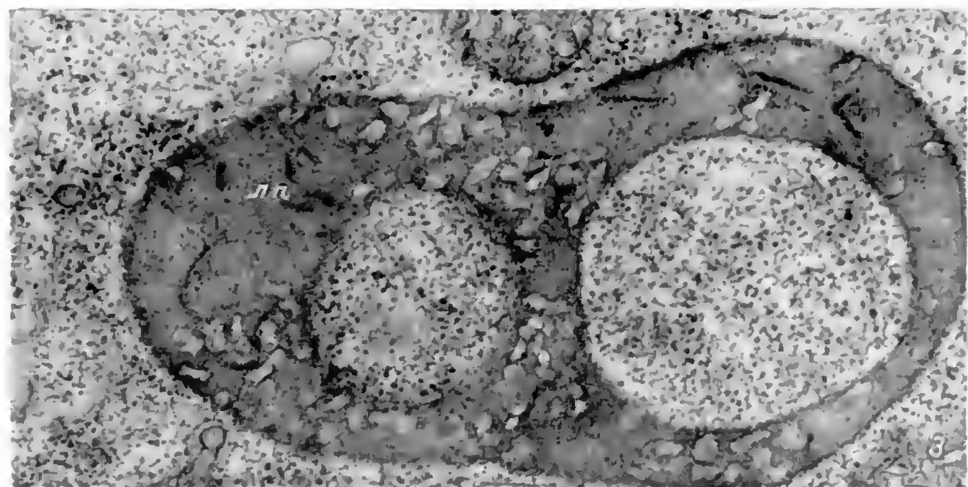
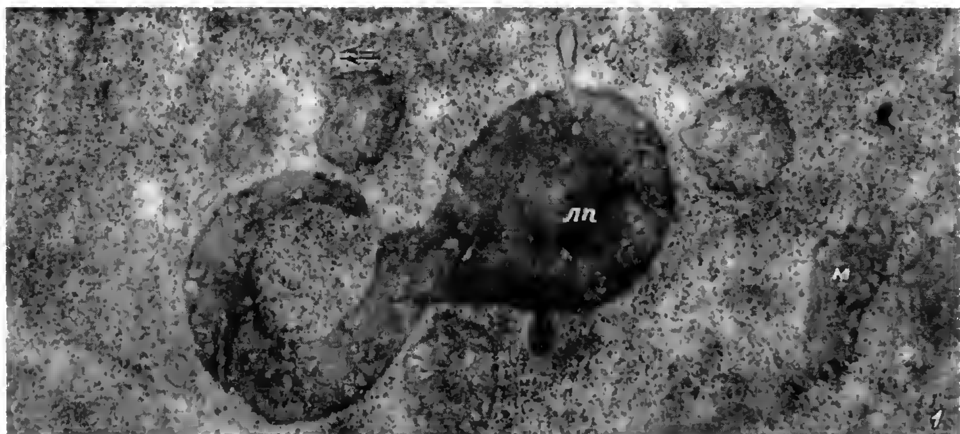
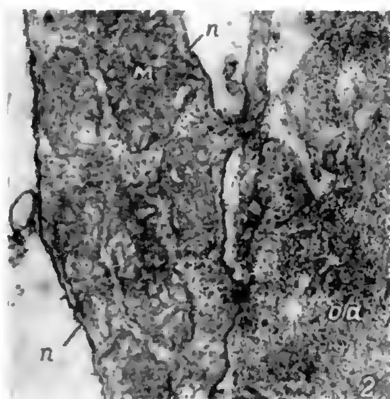


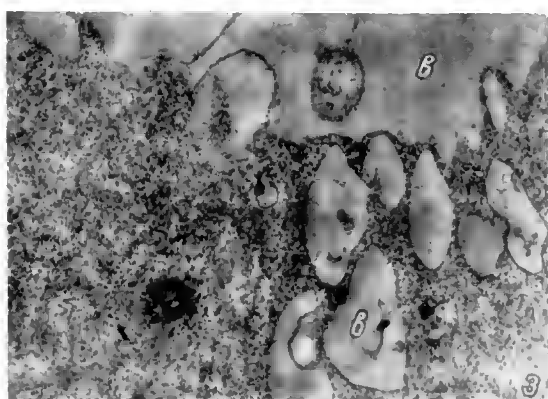
Таблица III

Фрагменты цитоплазмы пузыревидной части антипод *Aconitum napellus.*

1 — видны различные этапы поглощения мелких вакуолей крупными путем инвагинации их тонопласта (см. также табл. IV, *3*); *2* — видны эвагинации митохондрий (*двойные стрелки* — см. также табл. IV, *1*, *2*, *4*); *3* — на приведенном снимке видны не только инвагинации пластиды, но и выделение ею пузырька с электроннопрозрачным содержанием (см. также табл. IV, *1*). *1* — ×12 000, *2* — ×25 000, *3* — ×24 000.







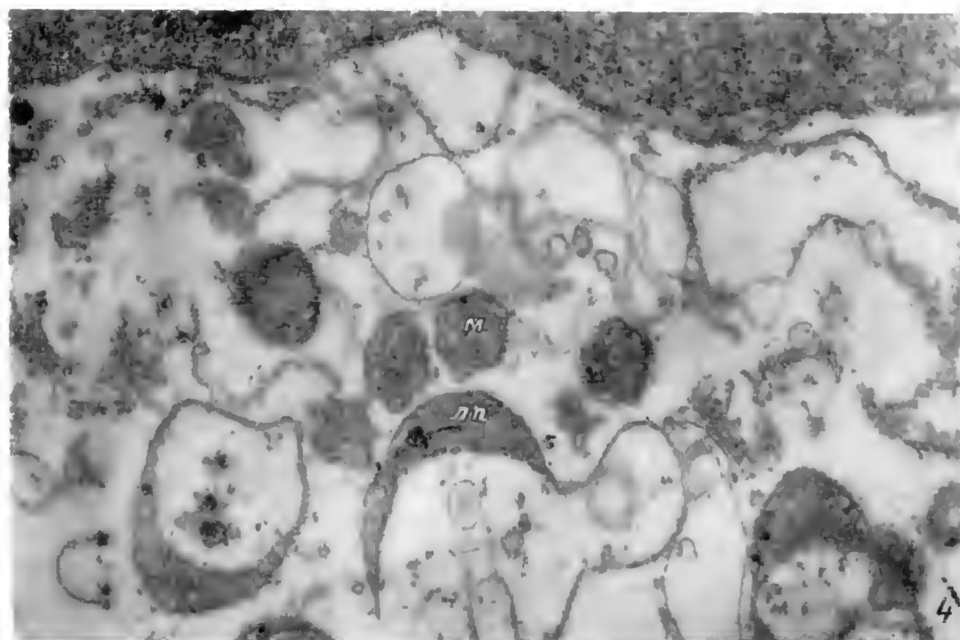


Таблица IV

1, 3 — фрагменты пузыревидной части антипод; *2* — фрагмент стеблевидной части антипод (видна большая концентрация митохондрий в пристенных тяжах цитоплазмы этого района антипод); *4* — фрагмент центральной клетки зародышевого мешка *Aconitum napellus* перед оплодотворением (видно незначительное по сравнению с антиподами содержание рибосом). *1* — ×16 000, *2* — ×18 000, *3* — ×12 000, *4* — ×14 000.

высказывалось в литературе (Александров, Александрова, 1946). Данные ультраструктурного анализа этих клеток делают его более обоснованным. Об идущих в них процессах дифференциации по типу передаточных клеток уже говорилось выше. Особого внимания заслуживает процесс вакуолизации цитоплазмы пузыревидной части антипод *A. napellus*, наблюдаемый в них перед оплодотворением. Он дает некоторые основания предположить, что связанный с синтезом белка цитоплазматический аппарат антипод *A. napellus* осуществляет синтез как структурных, так и резервных белков для нужд не только самих антипод, но, возможно, и других клеток зародышевого мешка. Являются ли вакуоли, окруженные мембранами гранулярного ЭР, местом аккумуляции части синтезируемого в антиподах белка, преобразуются ли эти белоксодержащие вакуоли в белковые тела в ходе дальнейшей жизнедеятельности антипод или аккумулируемый в них белок начинает транспортироваться в зародышевый мешок и утилизироваться им еще до процесса оплодотворения — вопрос дальнейших исследований. Остается открытым и вопрос о путях внутриклеточного транспорта белка как в процессе его синтеза и аккумуляции в вакуолях, так и в ходе его транслокации в зародышевый мешок, точнее в центральную клетку, а возможно, позднее и в эндосперм.

Одной из задач дальнейших электронномикроскопических исследований антипод *A. napellus* является анализ разнообразных по своей ультраструктуре и происхождению пузырьков цитоплазмы, источником которых являются аппарат Гольджи, пластиды, митохондрии, возможно, и ЭР. Дело в том, что в зародышевом мешке *A. napellus* антиподы являются местом синтеза не только белка, но и веществ клеточной оболочки. В ходе дальнейшей дифференциации антипод уже в процессе эмбриогенеза происходит разрастание внутренних выростов их клеточных оболочек, которое постепенно захватывает и микропилярный район антипод.

В связи с высокой синтетической активностью антипод необходимо остановиться на некоторых особенностях ультраструктуры их ядра. Эмбриологами давно отмечена полиплоидизация антипод или увеличение числа их ядер. Высокая степень полиплоидии характерна и для ядер антипод *Aconitum* (Tschermak-Woess, 1956). И хотя нет еще полной ясности в вопросе о роли полиплоидизации клеток в онтогенезе растения и о том, что лежит в основе повышенной активности полиплоидных ядер, есть достаточно оснований связывать это явление с особой функциональной активностью клеток и тканей, имеющих полиплоидные ядра (Иоффе, 1971). Помимо полиплоидности, на высокую активность указывают также многочисленные глубокие инвагинации оболочки ядра антипод *A. napellus*.

Таким образом, полученные нами данные не согласуются с выводами Хусса (1906) о пассивной роли антипод *Berberidaceae*, *Papaveraceae* и *Ranunculaceae*, в частности у *A. napellus*, в передаче питательных веществ из халазы в зародышевый мешок. Полученные материалы говорят о том, что эти структуры могут осуществлять не только избирательное поглощение и направленный транспорт метаболитов из материнского организма, но и их преобразование. Эти преобразования касаются прежде всего белкового обмена зародышевого мешка. Наряду с обилием рибосом наличие крупного лопастевидного ядрышка может рассматриваться как еще один показатель активного белкового синтеза в антиподах, так как имеются данные о возможной коррелятивной связи между объемом ядрышка и интенсивностью синтеза белка в клетке (Clowes, Juniper, 1968; Du Praw, 1968). Интересно подчеркнуть в связи с этим, что в антиподах неоплодотворенного зародышевого мешка *A. napellus* не наблюдается ни крахмала, ни липидных включений. Что же касается отмеченных выше черт сходства в ультраструктуре антипод различных видов цветковых растений, то они говорят о возможном сходстве и в их функциональной активности, правда в известных пределах. Огромное морфологическое разнообразие и разнообразие жизнеспособности антипод цветковых, а также очевидная зависимость их функций от структурных особенностей

семепочки в целом делают какие-либо обобщения преждевременными из-за недостатка фактического материала.

В заключение мы выражаем искреннюю благодарность Н. А. Жинкиной за помощь в обработке материалов для электронномикроскопического исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., О. Г. Александрова. (1946). Об антиподах и зародышевом мешке. Бот. ж., 31, 6. — Гамалей Ю. В. (1974). Структура и функции передаточных клеток мелких жилок листа. В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Петрозаводск. — Иоффе М. Д. (1971). Полиплоидия в эндосперме цветковых растений. В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев. — Камелина О. П., М. С. Яковлев. (1974). Развитие зародышевого мешка в роде *Morina* L. Бот. ж., 59, 11. — Махешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. М. — Модилевский Я. С. (1953). Эмбриология покрытосемепных растений. Киев. — Никитичева З. И., Э. С. Терехин. (1976). Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*). Бот. ж., 61, 5. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. М. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М. — D'Alascio-Deschamps R. (1973). Organisation du sac embryonnaire du *Linum catharticum* L., espèce récoltée an station naturelle; étude ultrastructurale. Bull. Soc. Bot. France, 120, 5—6. — Bailey C. J., A. Cobb, D. Boulter. (1970). A cotyledon slice system for the electron autoradiographic study of the synthesis and intracellular transport of the seed storage protein of *Vicia faba*. Planta, 95, 2. — Bain J. M., F. V. Mercer. (1966). Subcellular organization of the developing cotyledons of *Pisum sativum* L., Austral. J. Biol. Sci., 19, 1. — Bhatnagar S. P., B. M. Johri. (1972). Development of angiosperm seeds. Seed Biology, 1. — Briarty L. G., D. A. Coult, D. Boulter. (1969). Protein bodies of developing seeds of *Vicia faba*. J. Exper. Bot., 20, 63. — Cass D. D., W. A. Jensen. (1970). Fertilization in barley. Amer. J. Bot., 57, 1. — Cocucci A. E., W. A. Jensen. (1969). Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella*. Kurtziana, 5. — Diboll A. G. (1964). The fine structure of the maize female gametophyte. Amer. J. Bot., 51, 6. — Diboll A. G. (1968). Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertillization. Amer. J. Bot., 55, 7. — Diboll A. G., D. A. Larson. (1966). An electron microscopic study of mature megagametophyte in *Zea mays*. Amer. J. Bot., 53, 4. — Dieckert J. W. (1969). Ultrastructural analysis of aleurone grain formation in embryos of *Capsella bursa-pasrotis*. XI Interen. Bot. Congr., Siettle. Abstr. — Goldflus M. (1898—1899). Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les composées. J. Bot., XII/XIII. — Guignard M. L. (1881). Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. Bull. Soc. Bot. France, 28. — Gunning B. E. S. J. S. Pate. (1969). «Transfer cells». Plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes — their occurrence, structure and development. Protoplasma, 68, 1—2. — Huss H. A. (1906). Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beihefte Bot. Centralbl., 20, Abt., 1, 2. — Ikeda T. (1902). Studies in the physiological functions of antipodals and the phenomena of fertilization in *Liliaceae*, 1. Tricyrtis hirta. Bull. College Agricult., Tokyo Imperial Univ., V. — Johri B. M. (1962). Nutrition of the embryo sac. Proceed. Summer School of Bot. — Darjeeling. Delhi. — Khoo U., M. J. Wolf (1970). Origin and development of protein granules in maize endosperm. Amer. J. Bot., 57, 9. — Lewis O. A. M., E. Nieman, A. Munz. (1970). Origin of amino acids in *Datura stramonium* seeds. Ann. Bot., 34, 137. — Lötscher P. K. von. (1905). Über den Bau und Funktion der Antipoden in der Angiospermen—Samenanlage. Flora. 94, 2. — Makde K. H. (1971). Gametophytes and fertilization of *Indigofera pulchella* Roxb. J. Indian. Bot. Soc., 50, 4. — Masand P., R. N. Kapil. (1966). Nutrition of the embryo sac and embryo — a morphological approach. Phytomorph., 16, 2. — Maze J., Lin Shu-Chang. (1975). A study of the mature megagametophyte of *Stipa elmeri*. Can. J. Bot., 53, 24. — Mottier D. M. (1895). Contributions to the embryology of the *Ranunculaceae*. Bot. Gaz., 20. — Newcomb W. (1973). The development of the embryo sac of sun-flower *Helianthus annuus* before fertilization. Can. J. Bot., 51, 5. — Öpik H. (1968). Development of cotyledon cell structnre in ripening *Phaseolus vulgaris* seeds. Journ. Exper. Bot., 19, 58. — Osterwalder A. (1898) Beiträge zur Embryologie von *Aconitum napellus* L., Flora, 85, 3. — Pate J. S., B. E. S. Gunning. (1969). Vascular transfer cells in angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey. Protoplasma, 68, 1—2. Pate J. S., B. E. S. Gunning. (1972). Transfer cells. Ann. Rev. Pl. Physiol., 23. — Pate J. S., B. E. S. Gunning, F. F. Milliken. (1970). Function of transfer cells in the nodal regions of stems particularly in relation to the nutrition of young seedlings. Protoplasma, 71, 3. — Pollock E. G., W. A. Jensen. (1967). Ontogeny and cytochemistry of the chalazal proliferating cells in *Capsella bursa-pastoris* (L.). Medic. New. Phytol., 66, 3. — Rifot M. (1973). Evolution structurale du pôle chalazien du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris* en liaison avec son activité trophique. Compt. Rend., Acad. sci., D 277, 14. — Rodkiewicz B., E. Mikulska.

(1967). The micropylar and antipodal cells of the *Lilium regale* embryo sac observed with the electron microscope. Flora, A, 158, 2. — Schulz P., W. A. Jensen. (1971). *Capsella* embryogenesis: the chalazal proliferating tissue. J. Cell. Sci., 8, 1. — Tschermak-Woess E. (1956). Notizen über die Riesenkerne und «Riesenchromosomen» in den Antipoden von *Aconitum*. Chromosoma, 8, 2. — Vazart B., J. Vazart. (1966). Infrastructure du sac embryonnaire du Lin (*Linum usitatissimum* L.). Rév. Cytol. Biol. Vég., 29, 3—4. — Vazart J. (1968). Intrastructure de l'ovule du Lin, *Linum usitatissimum* L. Le complexe antipodial. C. R. Acad. Sci., D 266, 3. — Vazart J. (1969). Organisation et ultrastructure du sac embryonnaire du Lin (*Linum usitatissimum* L.). Rev. Cytol. Biol. Vég., 32, 3—4. — Venkata Rao C. (1959). Contributions to the embryology of Palmae. II. Ceroxylineae. J. Indian Bot. Soc., 38, 1. — Vijayaraghavan M. R., N. N. Bhandari. (1970). Studies in the family *Ranunculaceae*: embryology of *Thalictrum javanicum* Blume. Flora, 159, 4. — Westermaier M. (1890). Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta Academ. Caes. Leopold. —Carol., 57. — Westermaier M. (1896). Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe Beiträge zur wissensch. Botanik, 1. — Westermaier M. (1898). Historische Bemerkungen zur Lehre von der Bedeutung der Antipoden-Zellen. Ber. d. D. Bot. Ges., XVI.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 III 1977.

SUMMARY

The electron microscopic investigation of *Aconitum napellus* embryo sac antipodals has revealed new interesting details of their structure. The cytoplasm of antipodals before the fertilization is characterized by pronounced morphological polarity and is filled with organelles. The cell wall possesses numerous protuberances, mainly in interantipodal and basal zones. It is in these zones that an especially high concentration of mitochondria is observed. An exceptionally high ribosome density, the development of many-layer strands of granular endoplasmic reticulum, which is observed mainly in association with vacuolar apparatus, suggests active protein synthesis in these cells. It is of interest that during the described period of ontogenesis no starch or lipid inclusions are observed in antipodals of *Aconitum napellus*. The question of the possible function of antipodals in this object is discussed.

УДК 581.331.2 : 582.998 : 537.533.35

М. А. Плиско

УЛЬТРАСТРУКТУРА СИНЕРГИД В СЕМЕЗАЧАТКАХ *CALENDULA OFFICINALIS* L. *(ASTERACEAE)* ПОСЛЕ ВХОЖДЕНИЯ ПЫЛЬЦЕВОЙ ТРУБКИ В ЗАРОДЫШЕВЫЙ МЕШОК

M. A. PLISKO. THE ULTRASTRUCTURE OF SYNERGIDS IN *CALENDULA OFFICINALIS* L. (*ASTERACEAE*) AFTER THE DISCHARGE OF THE POLLEN TUBE INTO THE EMBRYO SAC

Исследовалась ультраструктура синергид в семезачатках *Calendula officinalis* L. после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок и на ранних стадиях развития зародыша (стадия предзародыша и шаровидного зародыша). После вхождения пыльцевой трубки в одну из синергид у последней прекращается секреторная функция и она дегенерирует. Другая синергида претерпевает дедифференциацию, приобретая меристематические признаки. Затем она растет (без вакуолизации, за счет синтеза своей цитоплазмы) и в семезачатке с предзародышем превращается в гаусторий. При этом в клетке образуется большое число полисом, увеличивается размер ядрышка, аппарат Гольджи переходит в состояние гиперсекреции, эндоплазматический ретикулум пролифирируется, появляются его агранулярные элементы. Высказано предположение, что на этой стадии развития семезачатка гаусторий участвует в некрозе прилегающих клеток интегумента, разрушении и поглощении его продуктов, а также в синтезе гормонов, необходимых для роста зародыша. В семезачатках с шаровидным зародышем в гаустории значительно уменьшается число элементов аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума (состояние гиперсекреции у аппарата Гольджи здесь не проявляется). Для гаустория на этой стадии развития семезачатка характерны рост растяжением и, видимо, ослабление предполагаемых для предыдущей стадии функций. Заканчивается дегенерация и поглощение продуктов гидролиза 3—4 прилегающих к гаусторию слоев интегументальной паренхимы.

В предыдущем сообщении (Плиско, 1977) была описана ультраструктура синергид у ноготков в начале их развития (в период от 7-клеточного 8-ядерного до готового к оплодотворению зародышевого мешка). Светооптические исследования более поздних стадий развития синергид *Calendula officinalis* L. показали (Dahlgren, 1920, 1924; Schürhoff, 1926; Видаяти, Поддубная-Арнольди, 1971), что пыльцевая трубка входит в одну из синергид, которая дегенерирует, другая синергида не разрушается на ранних стадиях развития зародыша, а образует так называемый синергидный гаусторий.

Настоящая статья посвящена описанию ультраструктуры сестринских синергид в семезачатках ноготков после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок и на ранних стадиях развития зародыша (предзародыша и шаровидного зародыша с радиальной симметрией).

Методика

Для светооптического исследования материал фиксировали по Навашину, заключали в парафин и окрашивали гематоксилином по Гейденгайну (с подкраской лихтгрюном и эозином). Для электронномикроскопического исследования фиксацию и заливку материала проводили следующими способами: 1) 2%-ным раствором четырехокиси осмия по Колфилду (6 ч), заливка в метакрилат; 2) 3%-ным раствором глутаральдегида (6 ч) с дофиксацией 2%-ным раствором осмия (12 ч), заливка н эпон; 3) 6%-ным

раствором глутаральдегида (8 ч) с дофиксацией 2%-ным раствором осмия (13 ч), заливка в аралдит или смесь Молленхауэра. Фиксацию проводили на холоду. Материал при обезвоживании выдерживали в течение ночи в насыщенном растворе уранилацетата в 70%-ном спирте. Ультратонкие срезы приготовляли с помощью микротома Рейхерт и контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. Исследование проводили с помощью микроскопа Джем-7А.

Результаты

Дегенерирующая синергида. Под световым микроскопом дегенерирующая синергида после вхождения в нее пыльцевой трубки выглядит как смятая темная клетка. Под электронным микроскопом ее оболочка имеет типичный вид только в области микропиле на границе с клетками интегументальной паренхимы, на границе же с клетками зародышевого мешка она образует выросты — протуберанцы — в свой протопласт и в протопласты граничащих с нею клеток, а в самом апикальном конце клетки обычно разрывается. Сходные разрывы оболочки в апикальной части дегенерирующей синергиды наблюдались также у *Capsella* (Schulz, Jensen, 1968). В семезачатках *Quercus* (Mogensen, 1972), *Linum* (D'Alascio-Deschamps, 1972) и *Stipa* (Maze, Lin, 1975) часть содержимого дегенерирующей синергиды растекалась вокруг зиготы. У *Calendula* такое вытекание наблюдалось, но не у всех семезачатков.

Плазмалемма почти полностью исчезает (табл. I, *А*, см. вклейку), так же как у *Capsella* (Schulz, Jensen, 1968) и *Quercus* (Mogensen, 1972), лишь фрагменты ее сохраняются в самой микропилярной части клетки. В средней и апикальной частях синергиды границу ее протопласта определяют многочисленные глобулы осмиофильного вещества, приуроченные к периферии клетки. Гиалоплазма выглядит плотной, рибосомы мельче, чем в других клетках зародышевого мешка. В цитоплазме мембраны не выявляются, органеллы выглядят разрушающимися, их контуры определяются осмиофильными глобулами, которые, очевидно, раньше заполняли межмембранное пространство оболочек митохондрий, пластид и ядра. В ядре осмиофильное вещество располагается не только по его периферии, но и в нуклеоплазме.

Полисахаридные сферулы, характерные для находящихся в синергидах пыльцевых трубок *Capsella* (Schulz, Jensen, 1968), *Gossypium* (Jensen, 1972; Jensen, Fisher, 1968) и *Stipa* (Maze, Lin, 1975), у *Calendula* не выявляются, что не позволяет отличить протопласт дегенерирующей синергиды от содержимого пыльцевой трубки.

В семезачатках на стадии предзародыша исчезают и фрагменты плазмалеммы из микропилярной части клетки. Значительно уменьшается количество осмиофильных глобул, они не обнаруживаются больше по периферии клетки и не очерчивают контуры разрушенных мембран. Рибосомы не выявляются, плотность гиалоплазмы снижается. Цитоплазма заполняется аморфным веществом. Позднее, на стадии шаровидного зародыша, в цитоплазме снова появляются осмиофильные глобулы.

Сохраняющаяся синергида. Под световым микроскопом после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок сохраняющаяся синергида выглядит так же, как до оплодотворения. Под электронным микроскопом оболочка этой синергиды, как и дегенерирующей, представляется типичной в микропилярной части клетки — на границе с клетками интегументальной паренхимы; на границе с другими клетками зародышевого мешка она очень рыхлая и образует в сторону протопласта редкие протуберанцы. Гиалоплазма несколько просветляется (по сравнению с предыдущей стадией — до оплодотворения). Большое количество свободных рибосом сохраняется. Выявляются многочисленные типичные митохондрии с единичными узкими короткими кристами, электроннопрозрачным матриксом, редкими рибосомами, интрамитохондриальными гранулами и короткими собранными в хлопья фибриллами

(табл. I, *А*). Оболочка митохондрий видна отчетливо, в ней обнаруживаются редкие глобулы осмиофильного вещества, которые в виде единичных включений встречаются также в матриксе. Форма митохондрий слегка удлиненная, размер сильно варьирует (от 0.5 до 2 мкм).

Лейкопласты, число которых по сравнению с предыдущей стадией несколько увеличивается, но не достигает числа митохондрий, приобретают округлую, удлиненную или грушевидную форму. В межмембранном пространстве их оболочек выявляются глобулы осмиофильного вещества (табл. I, *А*). Строма по-прежнему выглядит плотной, содержит рибосомы, редкие пластоглобулы, а также гранулярные скопления вещества, похожего на фитоферритин; количество крахмала уменьшается.

Теперь больше не выявляются неправильной формы профили эндоплазматического ретикулума, содержащие гомогенную энхилему и осмиофильные включения, а также модифицированные в виде колец ретикулярные элементы, обнаруженные в этой синергиде до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Эндоплазматический ретикулум (табл. I, *А*) представлен одиночными длинными гранулярными цистернами, расположенными параллельно длинной оси клетки. Цистерны узкие, ширина межмембранного пространства ретикулума постоянная (50 нм). Прикрепленных рибосом много и распределены они на мембранах равномерно. Некоторые цистерны образуют цитосегресомы. Снова начинают выявляться элементы аппарата Гольджи — редкие диктиосомы из 5—8 очень узких цистерн без краевых расширений и немногочисленные пузырьки (табл. I, *А*). Последние обычно имеют крупные размеры и мелкозернистое содержимое. Располагаются они как рядом с диктиосомами, так и на значительном расстоянии от них. Для сохраняющейся синергиды характерны также крупные (больший диаметр достигает 2 мкм) овальные осмиофильные тела; по форме и по контрасту содержимого (при фиксации глутаровым альдегидом) они очень похожи на липидные капли в синергидах до оплодотворения, но значительно крупнее их. Эти тела обычно собраны в группы по 2—5 (табл. I, *А*). Несколько крупных вакуолей выявляется теперь не в апикальной части клетки, а в центре. К их тонопласту примыкает узкая кайма осмиофильного вещества (табл. I, *А*). Кроме крупных вакуолей, в цитоплазме встречаются мелкие. Между овальными осмиофильными телами и мелкими вакуолями наблюдаются переходные формы, в которых осмиофильный компонент занимает только часть их площади. Там, где этот компонент отсутствует, четко выявляется ограничивающая эти овальные осмиофильные тела мембрана (табл. I, *А*, *одинарная стрелка*). В целом вакуолярный аппарат похож на его картину, описанную для клеток прорастающих зерновок *Setaria* (Rost, 1972). Можно предположить, что осмиофильные тела и мелкие, содержащие осмиофильный компонент вакуоли являются белковыми вакуолями, в которых процесс мобилизации содержимого находится на разных стадиях. В свободных от осмиофильного вещества участках мелких вакуолей иногда обнаруживаются сближенные тонопласты (табл. I, *А*, *двойные стрелки*). Отражают ли эти картины уменьшение размера, ведущее к исчезновению вакуолей после разрушения в них осмиофильного компонента, или, наоборот, процесс их образования за счет локального расширения мембран ретикулума, утративших рибосомы, (явление, описанное для меристематических клеток корня *Triticale* — см. Oliveira, 1975)? На основании одних морфологических данных этот вопрос решить нельзя. Ядро заметно не изменяется. В целом сохраняющаяся синергида на данной стадии выглядит как меристематическая клетка.

Эта синергида растет и превращается в гаусторий, приобретающий на стадии предзародыша грушевидную форму. Его узкая часть располагается в полости зародышевого мешка, а широкая врастает в интегументальную паренхиму сбоку от микропиле. Расширенная часть гаустория содержит центральную вакуоль, цитоплазма располагается постенно и образует тяжи, в которых лежит вытянутое вдоль клетки ядро. Основная часть цитоплазмы сосредоточена в узкой, лишенной централь-

ной вакуоли части гаустория. В период от стадии предзародыша до стадии шаровидного зародыша расширенная часть гаустория сильно растет, вдаваясь в интегументальную паренхиму.

Под электронным микроскопом на стадии предзародыша по всей поверхности гаустория выявляется типичная оболочка, толщина ее несколько больше в расширенной части. Со стороны плазмалеммы оболочка уплотнена (табл. III, см. вклейку). В области шейки иногда можно видеть редкие, короткие протуберанцы. Плазмалемма становится очень волнистой. Между нею и оболочкой появляется экстраплазматическое пространство непостоянной ширины, содержащее короткие фибриллы и мембранные элементы (пузырьки и трубочки), которые располагаются группами, образуя ломасомы (табл. I, *Б*).

Центральная вакуоль выглядит почти пустой. Лишь иногда в ней встречаются единичные мембранные элементы в виде крупных пузырей и миелиноподобные образования. Осмиофильное вещество из мелких вакуолей исчезло. Несколько повысилась плотность гиалоплазмы, рибосом по-прежнему много, но теперь они собраны в полисомы.

Преобладающими компонентами цитоплазмы в гаустории на стадии предзародыша становятся не митохондрии, а диктиосомы и эндоплазматический ретикулум. Многочисленные диктиосомы собраны в группы по 4—13 (табл. II, *А*, *Б*, см. вклейку). Хорошо выявляется полярная организация диктиосом: на регенерационном полюсе располагаются прямые, широкие и сильно перфорированные, иногда членистые цистерны, а на секреторном — узкие, изогнутые и слабоперфорированные (табл. I, *Б*). Наружная цистерна секреторного полюса концентрически скручивается, ее краевые расширения сближаются, изолируя участок цитоплазмы (табл. II, *Б*, *стрелки*). Диктиосомы находятся в состоянии гиперсекреции — продуцируют много пузырьков Гольджи. Сначала в них преобладает прозрачный компонент (табл. II, *А*), позднее — темный зернистый, похожий на вещество внутреннего слоя оболочки гаустория (табл. I, *Б*; табл. II, *Б*). Размер пузырьков самый разнообразный, располагаются они как около диктиосом, так и на значительном расстоянии от диктиосомных цистерн.

Эндоплазматический ретикулум представлен теперь как гранулярными, так и агранулярными элементами (табл. II, *В*). Количество гранулярных цистерн увеличилось, часть из них собрана в группы по 3—12, образуя участки эргастоплазмы. Строение цистерн не изменилось. Агранулярный ретикулум, отсутствующий на предыдущей стадии развития, имеет форму довольно широких трубок и пузырьков. Их мембраны несут единичные рибосомы. Энхилема содержит короткие фибриллы. Профили агранулярного ретикулума редко бывают единичными, обычно собраны в значительные группы. Характерно, что некоторые профили (табл. II, *Б*) приурочены к регенерационному полюсу диктиосом (возможно, они участвуют в формировании диктиосомных цистерн).

Митохондрии (табл. I, *Б*; табл. II, *Б*), которых по-прежнему много, значительно изменяют свое строение: крист становится больше и они заметно удлиняются, матрикс уплотняется, увеличивается численность рибосом и интрамитохондриальных гранул; глобулы осмиофильного вещества не выявляются больше ни в строме, ни в оболочке. Митохондрии приобретают самую разнообразную форму: округлую, палочковидную, чашевидную, гантелевидную. В лейкопластах, число которых по-прежнему меньше числа митохондрий, снова увеличивается количество крахмала; теперь все пластиды содержат крахмальные зерна (по 1—3). В строме появляются также не имеющие определенной ориентации трубочки. Осмиофильные глобулы в межмембранном пространстве оболочки больше не выявляются.

Значительно (до 9.0 мкм) увеличивается диаметр ядрышка (3.5 мкм на предыдущей стадии), в центре его появляется крупная (до 6 мкм в диаметре) электроннопрозрачная вакуоль. Осмиофильные глобулы из ядерной оболочки исчезают.

На стадии шаровидного зародыша внутренняя часть оболочки со стороны плазмалеммы не выглядит такой плотной, как на предыдущей стадии; экстраплазматическое пространство и ломасомы также больше не выявляются (табл. IV, *А*, см. вклейку). Размер центральной вакуоли значительно увеличивается за счет роста клетки растяжением, ширина пристенной цитоплазмы при этом уменьшается, и она располагается вдоль оболочки в виде узкого (не более 0.7 мкм) слоя. К тонопласту со стороны вакуоли примыкает узкая кайма осмиофильного вещества (табл. IV, *А*), что характерно для крупных вакуолей сохраняющейся синергиды вскоре после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок.

На этой стадии нельзя назвать какой-либо клеточный компонент преобладающим, поскольку число элементов аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума уменьшается. Диктиосомы не собираются в группы и их полярная организация выявляется хуже; цистерны располагаются очень рыхло и перфорированы как на регенерационном, так и на секреторном полюсах (табл. IV, *А*, *Б*). Состояние гиперсекреции у аппарата Гольджи больше не проявляется — диктиосомы продуцируют мало пузырьков (темный зернистый компонент в пузырьках сохраняется). Гранулярный ретикулум теперь представлен лишь единичными, длинными цистернами, количество прикрепленных к ним рибосом стало значительно меньше (табл. IV, *А*). Агранулярный ретикулум (табл. IV, *Б*), имеющий теперь скорее форму трубок (пузырьков стало значительно меньше), полностью теряет прикрепленные рибосомы. Трубки по-прежнему собраны в крупные, но не такие многочисленные, как на предыдущей стадии, группы.

Митохондрии (табл. IV, *Б*), которых в гаустории по-прежнему много, имеют теперь только округлую форму. Число крист не уменьшается, они слегка вздуваются. Число и строение (табл. IV, *А*) лейкопластов не изменяются. У ядра увеличивается число и длина лопастей; ядрышко не выявлено.

В семезачатках на стадии предзародыша (табл. III) прилегающие к гаусторию клетки интегументальной паренхимы, а также еще 1—2 ее более периферических слоя, находятся на различных этапах дегенерации, степень которой уменьшается от центра к периферии. Изменение ультраструктуры этих клеток по сравнению с клетками наружной зоны интегумента (Плиско, 1974) выражается в постепенном исчезновении вакуолей, резком уменьшении размеров клетки и ядра, сильном увеличении электронной плотности гиалоплазмы, нуклеоплазмы и матрикса органелл, увеличении концентрации свободных рибосом и в распаде полисом на мономеры. Для начального периода дегенерационных изменений характерно увеличение числа и длины цистерн гранулярного ретикулума, часто образующих участки эргастоплазмы; рибосомы равномерно располагаются на мембранах. Аппарат Гольджи в этот начальный период дегенерации представлен, видимо, только пузырьками (диктиосомы не выявляются). Клетки интегументальной паренхимы, контактирующие с гаусторием, находятся на заключительных этапах дегенерации — в них сохраняются лишь узкие, лишенные плазмалеммы, фрагменты цитоплазмы, в которых на фоне плотной гиалоплазмы выявляются рибосомы, электронноплотные гомогенные включения и редко — цистерны эндоплазматического ретикулума.

На стадии шаровидного зародыша (табл. IV, *А*) процесс дегенерационных изменений в 2—3 прилегающих к гаусторию слоях паренхимных клеток почти заканчивается: между сомкнувшимися оболочками кое-где можно видеть узкие электронноплотные тяжи цитоплазмы, в которых просматриваются рибосомы и редкие цистерны ретикулума. Следующий периферический слой клеток паренхимы чаще выглядит интактным.

Обсуждение

Как было показано в предыдущем сообщении (Плиско, 1977), в период развития семезачатка от 7-клеточного 8-ядерного зародышевого мешка

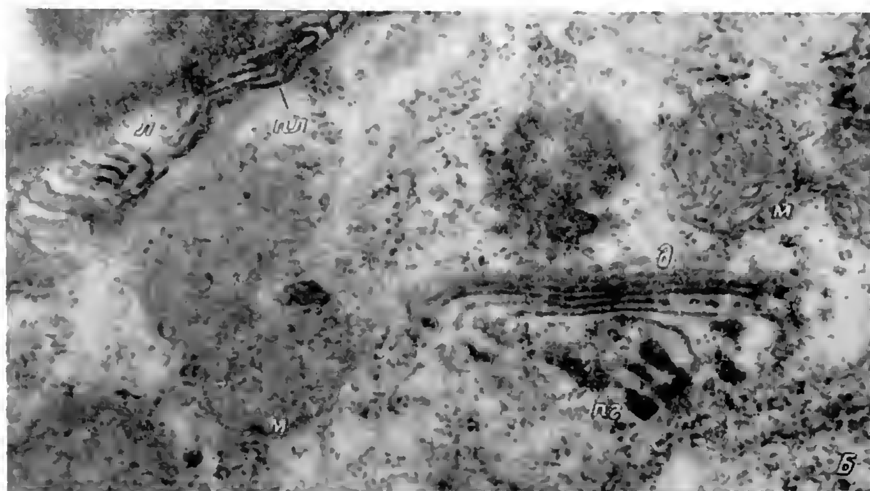


Таблица I

А — фрагмент сохраняющейся синергиды в средней ее части вскоре после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок (дегенерирующая синергида слева); *одинарной стрелкой* показана мембрана, ограничивающая осмиофильное тело, *двойными стрелками* показаны сближенные тонопласты мелких вакуолей. Глутаральдегид, эпон, ×20 700. *Б* — фрагмент гаустория, образованного сохраняющейся синергидой, в семезачатке на стадии предзародыша (ломасомы в экстраплазматическом пространстве). Глутаральдегид, аралдит, ×35 800.

гов — глобулы осмиофильного вещества, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *дс* — дегенерирующая синергида, *кв* — крупная вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *л* — ломасома, *лк* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *мв* — мелкая вакуоль, *от* — осмиофильное тело, *пг* — пузырьки Гольджи, *пл* — плазмалемма.

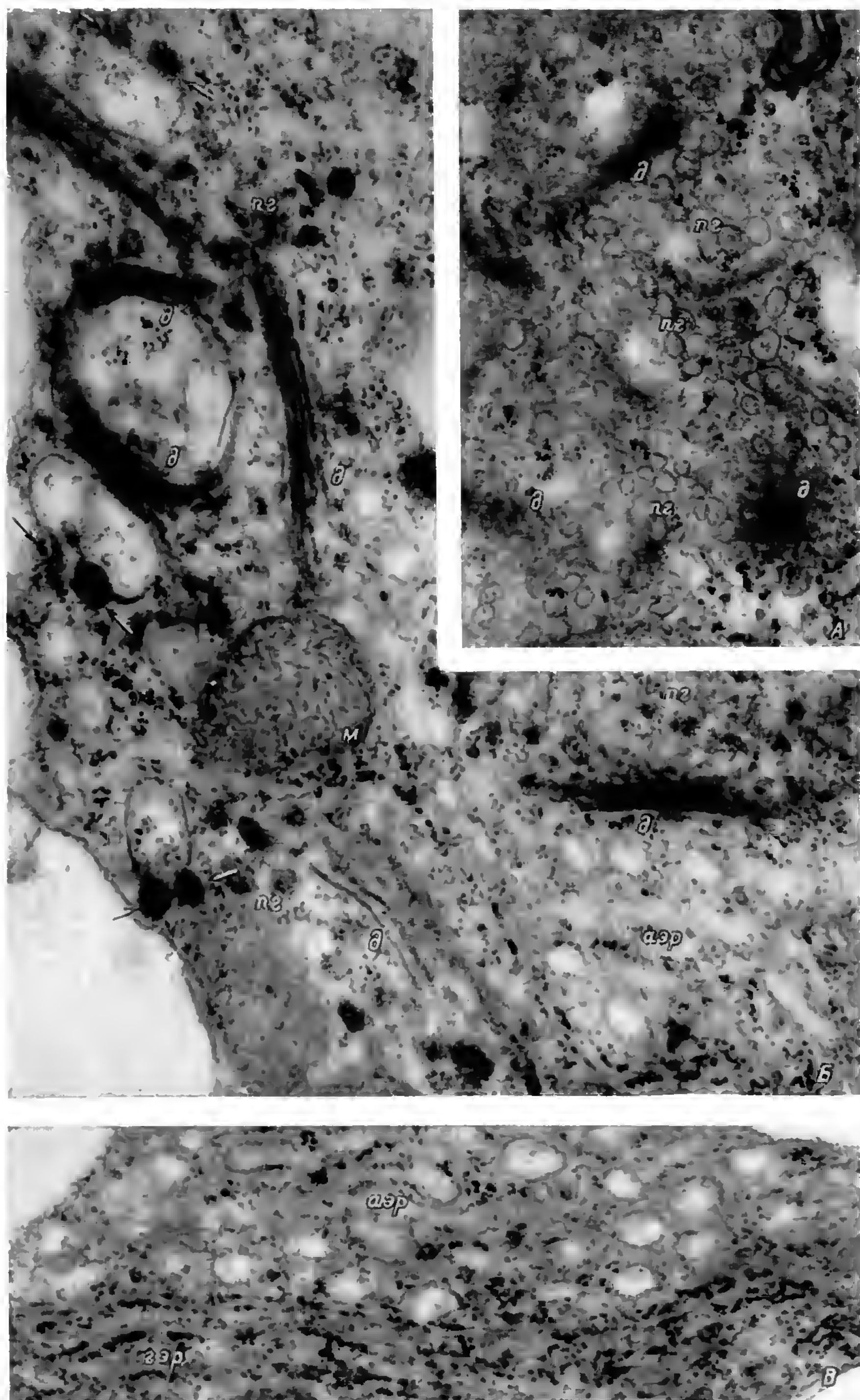


Таблица II

Фрагменты гаустория, образованного сохраняющейся синергидой, в семезачатке на стадии предзародыша, × 35 800.

А — диктиосомы и содержащие прозрачный компонент пузырьки Гольджи, глутаральдегид, эпон; Б — диктиосомы и содержащие темный зернистый компонент пузырьки Гольджи (*стрелками* показаны концентрически скрученные краевые цистерны секреторных полюсов диктиосом), глутаральдегид, аралдит; В — гранулярный и агранулярный эндоплазматический ретикулумы, глутаральдегид, аралдит.

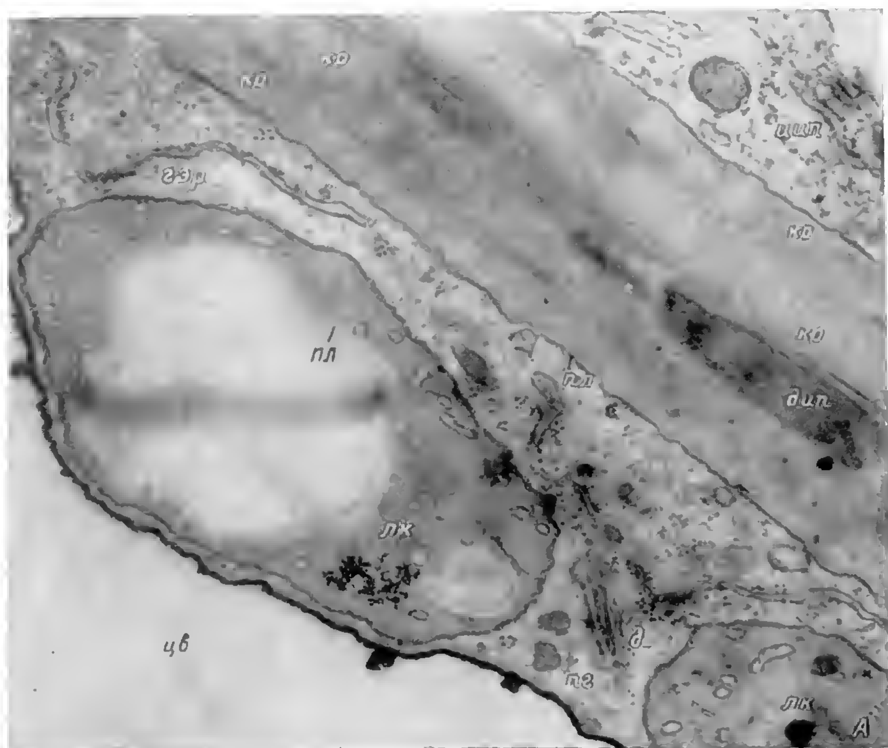
***аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *м* — митохондрия, *пг* — пузырьки Гольджи.**



Таблица LII

Фрагменты дегенерирующих клеток из трех слоев интегументальной паренхимы, прилегающих к гаусторию в его расширенной части; клетка четвертого слоя интактная (стадия предзародыша). Глутаральдегид, смесь Молленхауэра, × 26 800.

г — гаусторий, *дип* — дегенерирующая клетка интегументальной паренхимы, *иип* — интактная клетка интегументальной паренхимы, *ко* — клеточная оболочка, *пл* — плазмалемма, *эр* — эргастоплазма.



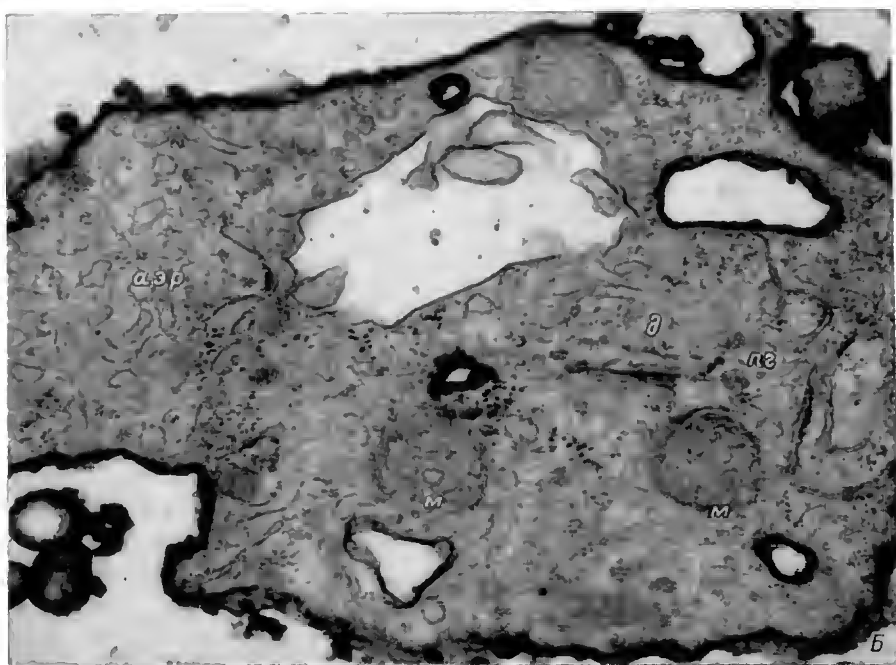


Таблица IV

Фрагменты гаустория в его расширенной части на стадии шаровидного зародыша. Глутаральдегид, эпон.

А — фрагмент постенного слоя гаустория, граничащего с оболочками отмерших клеток интегументальной паренхимы. ×31 200; *Б* — тяж цитоплазмы, пересекающий центральную вакуоль, ×32 000. *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *дип* — дегенерирующая клетка интегументальной паренхимы, *иип* — интактная клетка интегументальной паренхимы, *ко* — клеточная оболочка, *лк* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *пг* — пузырьки Гольджи, *пл* — плазмалемма, *цв* — центральная вакуоль.

до вхождения в него пыльцевой трубки обе синергиды ноготков имеют признаки ультраструктуры, характерные для клеток с высокой метаболической активностью, но претерпевают значительные ультраструктурные перестройки, которые происходит в них синхронно. Однако в конце исследованного периода (незадолго до вхождения пыльцевой трубки) между сестринскими синергидами возникают ультраструктурные различии. Так, в одной из них, в которую, очевидно, должна войти пыльцевая трубка, продолжается активное накопление осмиофильного вещества в энхилеме эндоплазматического ретикулума, оболочках митохондрий, лейкопластов и ядра; ломасомы сохраняются, плазмалемма выявляется не по всей поверхности. Было высказано предположение, что эта синергида переходит к секреции веществ (предположительно белковой природы), являющихся хемотропноактивными в отношении пыльцевой трубки. В другой синергиде, напротив, наблюдается исчезновение ломасом и осмиофильного вещества из межмембранного пространства оболочек митохондрий, лейкопластов и ядра, изменение строения мембран, модификация части элементов эндоплазматического ретикулума с образованием замкнутых кольцевидных стрктур. Признаки секреции хемотроиноактивных веществ отсутствуют.

Как показали результаты настоящей работы, в синергиде после вхождения в нее пыльцевой трубки, судя по ультраструктуре, секреция белка прекращается и синергида подвергается дегенерации. Ее оболочка в апикалвной части разрывается, плазмэлемма исчезает, мембраны органелл перестают выявляться, контуры органелл определяются осмиофильными глобулами.

В сохраняющейся синергиде, лишенной пыльцевой трубки, после оплодотворения происходит дедифференциация, в результате которой клетка приобретает меристематические признаки. При этом в ней образуются многочисленные типичные митохондрии, со слаборазвитыми кристами, гранулярный ретикулум принимает вид одиночных гранулярных цистерн, появляются редкие диктиосомы с немногочисленными пузырьками Гольджи и белковые вакуоли, в которых вскоре начинается мобилизация содержимого, многочисленные рибосомы не собираются в полисомы.

Затем сохраняющаяся синергида начинает расти и (в семезачатке с предзародышем) превращается в гаусторий. Растет он не путем растяжения, при сильной вакуолизации, а в результате интенсивного синтеза своей цитоплазмы, что, очевидно, объясняется переходом синергиды к выполнению специфических гаусториальных функций. Образование свободных полисом и значительное увеличение размера ядрышка свидетельствуют о высоком темпе синтеза конституционных белков, часть которых образуется из продуктов распада содержимого белковых тел. Гиперсекреторное состояние аппарата Гольджи, характерное для стадии образования гаустория, видимо, связано не только с синтезом полисахаридов оболочки растущей клетки, но и с секрецией какого-то другого вещества. Об этом свидетельствует изменение содержимого пузырьков Гольджи (появление темного зернистого компонента) на стадии предзародыша при отсутствии видимых изменений в строении оболочки и заметное снижение активности аппарата Гольджи на стадии шаровидного зародыша при сохранении прежних темпов отложения оболочки. Появление в гаустории на стадии предзародыша агранулярного эндоплазматического ретикулума может свидетельствовать о том, что он синтезирует и секретирует гормоны, стимулирующие рост зародыша; в клетках последнего ретикулум в это время представлен только одиночными гранулярными цистернами. В секреции гормонов, видимо, участвует и аппарат Гольджи. Сильное развитие гранулярного эндоплавматического ретикулума, характерное для этой стадии, может быть обусловлено синтезом на экспорт бедков (гидролитических ферментов), участвующих в некрозе, а затем и в гидролизе веществ дегенерирующих клеток интегументальной паренхимы, прилегающих к гаусторию. В пользу этой точки зрения свидетельствует и расиределение дегенерирующих клеток паренхимы по-

круг гаустория и постепенное усиление (градиент) деградации по направлению к гаусторию.

Продукты гидролиза паренхимы и дегенерирующей синергиды поглощаются гаусторием. Часть из них используется на рост самого гаустория, часть переходит в клетки эндосперма и зародыша. Об активном поглощении гаусторием продуктов некроза паренхимных клеток свидетельствует значительное увеличение поверхности его протопласта за счет складчатости плазмалеммы и большого количества ломасом. Протуберанцы оболочки, являющиеся верным признаком трансмембранного транспорта веществ и характерные для передаточных клеток (Pate, Gunning, 1972), встречаются только на ограниченной поверхности, в области шейки гаустория. Отсутствие протуберанцев оболочки и складок плазмалеммы отмечалось также для образующих гаусторий микропилярных клеток эндосперма *Plantago* Vannereau и Mestre (1975), что не позволило этим авторам рассматривать их как передаточные клетки. Тем не менее, основную роль этих клеток они видят в деструкции прилегающих клеток интегумента, на что указывают обнаруженные в клетках эндосперма признаки высокой синтетической активности.

При обсуждении факторов, индуцирующих некроз клеток интегументальной паренхимы, наряду с возможным участием в этом процессе веществ, секретируемых гаусторием, не следует забывать и о простом механическом давлении растущего гаустория на эти клетки, которое может привести к их деформации. Также нельзя не учитывать возможность автолиза паренхимы ее гидролазами, поскольку для начального периода дегенерационных изменений характерно увеличение числа и длины цистерн гранулярного ретикулума, часто образующих участки эргастоплазмы. Дегенерация клеток паренхимы идет путем коагуляционного некроза, который характерен также для других клеток семезачатка *Calendula* — нуцеллуса, внутренней паренхимной зоны и отмирающих мегаспор (Васильев, Плиско, 1973). В прилегающих к гаусторию паренхимных клетках ноготков не происходит отложения слизи, наблюдаемого в клетках нуцеллуса и внутренней паренхимной зоны, или образования особой зоны деградации, описанной для микропилярных гаусториальных клеток *Plantago* (Vannereau, Mestre, 1975).

К моменту образования в семезачатке шаровидного зародыша расширенная часть гаустория вырастает почти в два раза по сравнению с предыдущей стадией. Для этой фазы характерен рост растяжением, при котором образуется центральная вакуоль, а количество цитоплазмы увеличивается незначительно. В дальнейшем рост гаустория, видимо, продолжается, поскольку он по-прежнему имеет вид растущей клетки, хотя органелл в нем становится заметно меньше. Сохраняется много митохондрий, у которых, видимо, в связи с изменением осмотического давления, вздуваются кристы. У ядра увеличивается поверхность взаимодействия с цитоплазмой за счет образования многочисленных лопастей. Такие признаки, как интенсивная вакуолизация, уменьшение активности аппарата Гольджи и количества эндоплазматического ретикулума, наблюдаемые на этой стадии, свидетельствуют об ослаблении функций, которые были характерны для гаустория в семезачатке на стадии предзародыша. Дегенерация 3—4 прилегающих к гаусторию слоев паренхимных клеток и поглощение продуктов их гидролиза заканчиваются. Оболочки этих клеток смыкаются, окружая гаусторий. Плазмалемма гаустория теряет складчатость, ломасомы больше не выявляются. Следующие периферические слои паренхимных клеток выглядят интактными. Количество агранулярного эндоплазматического ретикулума уменьшается, его элементы изменяются, приобретая типичную форму трубочек. Это, очевидно, свидетельствует о том, что изменяется и функция ретикулума. Он начинает синтезировать какие-то другие вещества, но наряду с ними видимо продолжает синтезировать и секретировать гормоны, стимулирующие рост зародыша, в клетках которого ретикулум по-прежнему представлен только единичными гранулярными цистернами. Не исключено, что механи-

ческое давление, которое гаусторий оказывает теперь на следующие слои интегументальных клеток, а также секретируемые им вещества, создают новый импульс некроза интегументальной паренхимы.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е., М. А. Плиско. (1973). Ультраструктурные аспекты дегенерации клеток в процессе развития семезачатка. VI Всес. симпозиум по эмбриол. раст.— Видаяти О., В. А. Поддубная-Арнольди. (1971). Цитоэмбриологическое исследование *Calendula officinalis* L. В кн.: Морфология цветковых растений.— Плиско М. А. (1974). Ультраструктура интегумента у *Calendula officinalis* L. в ранний период эмбриогенеза. Бот. ж., 59, 2, 246—251.— Плиско М. А. (1977). Ультраструктура синергид у *Calendula officinalis* L. в начальный период их развития (до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок). Бот. ж., 62, 2, 161—172.— Dahlgren K. V. (1920). Zur Embryologie der compositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Z. Bot., 12.— Dahlgren K. V. (1924). Studien über die Endospermbildung der compositen. Svensk Bot. Tidsk. 18.— D'Alascio-Deschamps R. (1972). Le sac embryonnaire du lin après la fécondation. Le Botaniste, LV, I—VI, 273—288.— Jensen W. A. (1972). The embryo sac and fertilization in Angiosperms.— Jensen W. A., D. B. Fisher. (1968). Cotton embryogenesis: The entrance and discharge of the pollen tube in the embryo sac. Planta, 78, 2, 158—183. — Maze J., Lin Shu-Chang. (1975). A study of the mature megagametophyte of *Stipa elmeri*. Can. J. Bot., 53, 24, 2958—2977. — Mogensen H. L. (1972). Fine structure and composition of the egg apparatus before and after fertilization in *Quercus gambelii*: the functional ovule. Amer. J. Bot., 59, 9, 931—941.— Oliveira L. (1975). Self-degeneration of mitochondria in the root cap cells of triticale. Its contribution to the development of the vacuolar apparatus and significance for senescence. Caryologia, 28, 4, 511—523.— Pate J. S., B. E. S. Gunning. (1972). Transfer cells. Ann. Rev. Plant. Physiol., 23, 173—196.— Rost T. L. (1972). The ultrastructure and physiology of protein bodies and lipids frome hydrated dormant and nondormant embryos of *Setaria lutescens* (*Gramineae*). Amer. J. Bot., 59, 6, 607—616.— Schulz S. R., W. A. Jensen. (1968). *Capsella* embryogenesis: the synergids before and after fertilization. Amer. J. Bot., 55, 5, 541—552.— Schürhoff P. N. (1926). Die Zytologie der Blütenpflanzen.— Vannereau A., J.-C. Meatre. (1975). Premières observations sur l'ultrastructure des cellules haustoriales micropylaires du *Plantago lanceolata* L. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 281, 11, 699—702.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VI 1977.

SUMMARY

During the period under study, one of the synergids degenerates, whereas the other turns into a haustorium. The latter is supposed (at the stage of proembryo) to participate in the necrosis of adjascent integumental cells, in destruction and absorption of destruction products. In the ovule at the stage of spherical embryo, laxity of these functions is observed, degeneration and absorbtion of hydrolysis products is stopped.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 576.16 : 582.738 (571.5)

Б. А. Юрцев, А. П. Хохряков

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *OXYTROPIS* DC. (СЕКЦИЯ *OROBIA* BUNGE) ИЗ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

B. A. YURTSEV, A. P. KHOKHRYAKOV. TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *OXYTROPIS* DC. (SECT. *OROBIA* BUNGE) FROM THE NORTHEASTERN ASIA

Описываются два новых вида остролодочников из секции *Orobia* Bunge: *Oxytropis evenorum* Jurtz. et Khokhr. sp. nov., *O. darpinensis* Jurtz. et Khokhr. sp. nov., найденных в Колымском нагорье и восточной части хребта Черского. Приводятся их первоописания и краткие таксономические характеристики, указывается распространение видов, местонахождение типов.

В ходе флористических исследований в таежной части Магаданской обл. и соседних р-нах Якутии, проводимых Институтом биологических проблем Севера [ИБПС] Дальневосточного научного центра АН СССР (Хохряков, 1973, 1975), были обнаружены два новых вида остролодочников из секции *Orobia*. Ниже приводится их первоописания и краткие таксономические комментарии.

1. **Oxytropis evenorum** Jurtz. et Khokhr. sp. nov. (Sect. *Orobia* Bunge).— Planta perennis. Radix fusca ramosa. Caudiculae crassae, fuscobrunneae, plures, plus minusve prostratae vel caespiti denso formantes. Folia fere erecta, interdum curviuscula, scapis aequilonga vel eis breviora. Stipulae ovato-lanceolatae vel anguste lanceolatae, acuminatae, juveniles viridiusculae vel rarius purpureae, adultae rufo-brunneae, nervo unico, interdum ramoso, longe ciliatae et, praeterea, margine glandulis clavatis pellucidis instructae, extus laxe pilosae. Foliola 6—10-juga, 5—11 (15) mm lg., ovata, oblongo-ovata lanceolatave, juvenilia incanescentia, adulta fere viridia, subtus adpresse albopilosa, supra pilis subpatentibus, plus minusve flexuosis laxe vestita, marginibus vix convolutis. Folii axis tenuis, haud alatus, sicut petioli scapique, adpresse breviter albo pilosus et, praeterea, pilis laxis longioribus patentibus tectus, ad foliolorum bases glandulis clavatis subsessilibus instructus. Scapi 8—18 cm lg., ascendenti-erecti, sulcati, persistentes, sub racemo, sicut racemi axis, albo nigroque pubescentes. Racemus capitatus, densiusculus, (5) 10—20-florus, sub anthesi 1.5—3 cm lg. Pedicelli 1.0—1.5 mm lg., sursum oblique inclinati, pilis subadpressis nigris, interdum albis conmixtis, breviter pubescentes. Bracteae anguste lateve lanceolatae, herbaceae, basi membranaceae, plerumque calyce breviores, longe albociliatae, basi glandulis marginalibus subsessilibus pellucidis instructae, extus pilis adpressis sublaxis nigris albisque tectae. Calyx campanulatus vel tubulato-campanulatus, 6—8 mm lg., dentibus linearibus brevibus, 1.0—1.5 (2.5) mm lg., pubescens, pilis brevibus nigris densis subpatentibus, albis longioribus laxis patentibus conmixtis. Corolla alba, flavido-alba, vel sordido-alba (vix lilacina), carina apice atrolilacina. Corolla (12) 14—16 (18) mm lg., (5) 7—9.5 mm lt., lamina obovata, obovato-elliptica vel elliptica, apice haud profunde emarginata, in unguem latum, quam lamina duplo-triplo breviorem, plus minusve sensim transiente. Alae (10) 11—13 мм lg., lamina triangulari-oblonga,

quam unguis filiformis paullo longiore vel eo sub aequilonga, auricula ad 1.5 mm lg. Carina quam alae parum brevior, 10—12 mm lg., laminis oblongis, 6—7 mm lg., quam ungues paullo brevioribus, mucrone brevi triangulari-subulato, 0.3—0.6 (1.0) mm lg. Legumina ovoidea, sessilia, 13—16 mm lg., in rostrum reflexum, 5—8 mm lg., adrupte transientia, pilis nigris densis adpressis brevibus, albis, longioribus sparsioribusque, patulis conmixtis, tecta, utrinque profunde sulcata, dissepimento ventrali haud lato, dorsali nullo, seminibus 10—14.

Habitat in montibus Kolymensibus in systematis fluxuum superiorium fluminum Kolyma et Omolon et fluminum adjacentium, in mare Ochotense influentium, in glareis inundatis necnon declivitatibus siccis.

Typus: Regio Magadanensis, Montes Kolymenses, fl. Aulandzha Major, in declivitate sicca, 28 VII 1973, fl. et fruct. immat., A. Khokhrjakov, M. Mazurenko (LE), cum 2 isotypis (Herb. Horti Botan. Princ. Ac. Sci. URSS, Mosq.; Ins. Probl. Biol. Sept., Magadan).

Affinitas. *O. maydellianae* affinis est, sed vexillo alisque albis sordide albisve (non flavidis), carinae apice atrolilacino (nec sordide flavo), calycis dentibus brevioribus, statura tenuiore, pubescentia totae plantae minus conspicua ab ea differt.

Ab *O. ochotensis* corolla bicolorata, vexillo alisque albis sordide albisve, carina apice atrolilacina (nec corolla omnino rubroviolacea) adrupte distinguitur.

Обитает в Колымском нагорье, в горах бассейнов верхних течений Колымы и Омолона и соседних рек, впадающих в Охотское море, на приречных галечниках и сухих склонах.

Тип: Магаданская обл., Колымское нагорье, р. Б. Ауланджа, щебнистый склон, 28 VII 1973, цв. и незр. пл., А. Хохряков, М. Мазуренко (LE; изотипы — в Гербарии Главного ботанического сада АН СССР, Москва, и Института биологических проблем Севера, Магадан).

Сродство: От *O. maydelliana* Trautv., с которым сходен, отличается венчиком белым или лиловато-белым с лиловым пятном на лодочке (а не бледно-желтым без лилового пятна), более короткими зубчиками чашечки, меньшей мощностью, более слабым опушением всего растения. От *O. ochotensis* Bunge отличается большей частью белым венчиком с лиловым пятном на лодочке (а не целиком красно-фиолетовым).

Остролодочник эвенов обнаружен в целом ряде пунктов Колымского нагорья — от левобережья верхнего течения Колымы и от верхнего течения Омолона до верховий рек, текущих к Охотскому морю. Внешне он наиболее похож на растение крайнего северо-востока Азии и Северной Америки — *O. maydelliana* Trautv., однако последний хорошо отличается от всех видов и рас из цикла *O. campestris* (L.) DC. s. l. зеленовато-желтоватой окраской венчика, отсутствием темно-лилового пятна на верхушке лодочки (иногда имеется грязновато-желтое неяркое пятно), отсутствием приятного аромата цветков. Напротив, *O. evenorum* по этим признакам ясно принадлежит циклу *O. campestris* s. l., отличаясь от остальных видов данной группы (кроме *O. kubanensis* Leskov с Сев. Кавказа) кирпично-красными прилистниками. В этом отношении он сходен с распространенным в горных районах бассейнов Индигирки и Колымы красноцветковым видом *O. ochotensis* Bunge, имея, как и этот вид, не только кирпично-красные прилистники, но и относительно короткие бобы с брюшной перегородкой, без спинной, короткие зубчики чашечки и т. д.; ареалы *O. evenorum* и *O. ochotensis* налегают в бассейне верхнего течения Колымы, где встречается еще один вид из цикла *O. campestris* s. l. — *O. dorogostaiskyi* Kuzen. apud Vass. (тип последнего вида, однако, происходит из Станового хребта и ныне утерян). *O. dorogostaiskyi* сходен с обоими названными выше видами относительно короткими зубчиками чашечки, довольно короткими бобами с брюшной перегородкой, без спинной, опушением и отчасти общим обликом. Нельзя исключить гибридогенного происхождения *O. evenorum* — продукта древней гибридизации *O. dorogostaiskyi* × *O. ochotensis*. Достойно внимания, что в тех же и соседних

гольцово-таежных районах Северо-Востока встречается еще несколько видов, сходных по многим признакам с вышеперечисленными. Таков восточносибирский вид *O. adamsiana* (Trautv.) Jurtz., представленный серией рас, к числу которых, по-видимому, относится и *O. vassilczenkoi* Jurtz. (с недоразвитой спинной перегородкой боба) и *O. subnutans* (Jurtz.) Jurtz.; таковы и *O. scheludjakoviae* Karav. et Jurtz. и особенно *O. schmorgunoviae* Jurtz. (подсекц. *Inaequiseptatae* Jurtz., секц. *Baicalia* Bunge). Перед нами как бы целый «куст» видов, в значительной степени симпатрических, относящихся к разным рядам и даже секциям, но обнаруживающих сходство во многих признаках, что, возможно, объясняется гибридогенезом.

2. **Oxytropis darpirensis** Jurtz. et Khokhr., sp. nov. (Sect. *Orobia* Bunge). Planta perennis, ad 15 cm alta, fere in toto pilis albis adpressis subadpressisve, brevibus, ca. 1 mm lg., densissime vestita, cinerea vel incanencens, et, praeterea, scapi sub racemo, pedunculi, bracteae, calyces leguminaque pilis nigris, vix brevioribus, minus conspicuis, albis immixtis. Radix ramosa, haud crassa, flavido-fusca. Caudiculae ascendenti-erectae, in caespitem parvulum, ad 5 cm in diam., congestae, partibus basalibus fuscis, 2—4 mm in diam., partibus superioribus reliquiis fuscis imbricatis stipularum petiolorumqne tectis. Stipulae 8—12 mm lg., ad 1/2 petiolo adnatae, in parte libera triangulares vel anguste triangulares, superne subherbaceae, inferne membranaceae firmae, nervis paucis tenuibus, evanescentibus. Folia 4—7 cm lg., suberecta, petiolo, sicut folii axis, tenui, plus minusve applanato, laminae subaequante. Foliola 12—15-juga, 4—6 mm lg., 2—3 mm lt., ovalia, elliptica vel elliptico-oblongata, sessilia, basi rotundata, apice interdum acutiuscula, incanescentia, patentia. Scapi tenues, sulculati, erecti, persistentes, sub anthesin initio foliis subaequilongi, serius, sicut fructiferi, sesqui vel duplo eis longiores. Racemus 4—7-florus, subcapitatus, laxus, floribus sursum oblique inclinatis, pedunculis ad 1 mm lg. Bracteae breviter lanceolatae, subadpressae, plus minusve convolutae, 3—4 mm lg., quam calycis tubus multo breviores. Calyx campanulatus, rubescens, tubo 3.5—4 mm lg., dentibus anguste triangularibus, ca. 1 mm lg., aequilongis, 4—5-plo tubo brevioribus. Corolla in vivo cerasina, in sicco violacea. Vexillum 11—13 mm lg., 4—5 mm lt., apice emarginatum, lamina oblonga, in unguem latum, quam lamina duplo breviorem, sensim trausiente. Alae 9—9.5 mm lg., laminis semiovatis, superne oblique truncatis, inferne auriculatis, auricula ad 1 mm lg., ungui filiformi aequantibus. Carina 8—9 mm lg., laminis ovatis, 4 mm lg., quam unguis multo brevioribus, mucrone late triangulare, brevissimo, ad 0.5 mm lg. Ovarium subsessile, ovato-lanceolare. Legumina breviter ovoidea, 8—15 mm lg., firma, membranacea, persistentia, sursum inclinata, rostro recurvato, utrinque haud profunde sulcata, dissepimento ventrali subangusto, dorsali nullo, seminibus 14—18, reniformibus, applanatis, 1.5 mm in diam., atrofuscis.

Habitat in Jacutia boreali-orientali in jugo montium Czerskii, ad lakum Darpir, in Laricetis callucatis necnon Betuletis middendorfii, in solo calcareo.

T y p u s: Jacntia boreali-orientalis, districtus Momskij, lacus Darpir, in glareis calcareis, 21 VI 1974, fl., A. Khokhrjakov, M. Mazurenko (LE). Cum 2 isotypis (Herb. Hort. Botan. Princ. Ac. Sci. USSR, Mosq.; Ins. Probl. biol. Sept, Magadan).

A f f i n i t a s. *O. adamsianae* (Trautv.) Jurtz. et formis aliis affinis est, sed totae plantae pubescentia multo breviore densioreque, canescenti, stipulis, foliolis, bracteis floribusque minoribus, foliorum, bractearum et floris partium forma diversa, dissepimento dorsali nullo et ceteris facile distinguitur.

Обитает в северо-восточной Якутии в хребте Черского близ оз. Дарпир, в разреженных лиственничниках и ерниках на известковом субстрате.

Т и п: Северо-Восточная Якутия, Момский р-н, оз. Дарпир, известняковый галечник, 21 VI 1974, цв., А. Хохряков, М. Мазуренко (LE).

С двумя изотипами (Институт биологических проблем Севера, Магадан; Гербарий Главного ботанического сада АН СССР, Москва).

Родство. Родствен *O. adamsiana* (Trautv.) Jurtz. и близким формам, но хорошо отличается очень коротким, плотным, седоватым опушением всего растения, более мелкими прилистниками, листочками, прицветниками и цветками, иной формой листьев, прицветников и частей цветка, отсутствием спинной перегородки и другими признаками.

В последние годы сотрудниками Ботанического института АН СССР и ИБПС проведено обследование флоры и растительности целого ряда районов с выходами карбонатных пород в центральной и восточной частях хр. Черского (Хохряков, 1973, 1975, 1976; Юрцев, 1976); однако описанный выше вид встречен только в окрестностях оз. Дарпир у восточной границы Якутской АССР вблизи Магаданской обл. (бассейн р. Колымы). Дарпирский остролодочник — один из интереснейших эндемов оригинальной флоры известняков хр. Черского. Он обнаруживает общее родство с циклом *O. adamsiana* s. l. (см. выше), к которому относится и североаляскинский *O. roaldii* Ostenf., ошибочно отождествляемый авторами флоры Аляски и Юкона с *O. arctica* R. Br. Однако *O. darpirensis* хорошо обособлен от всех видов данной группы по многим признакам — прежде всего, по характеру опушения, форме листочков и частей цветка, характеру жилкования прилистников и т. д.

Существование в восточной части хр. Черского столь хорошо обособленного эндемичного вида с очень маленьким, по-видимому, реликтовым ареалом говорит о длительном преемственном развитии местной кальцефитной флоры, безусловно пережившей на месте эпохи наступления ледников в горах Северо-Востока. Непрерывное развитие флоры в плейстоцене особенно вероятно для восточных районов выходов палеозойских известняков, с характерным для них низкогорным рельефом и отсутствием признаков интенсивного оледенения в позднем плейстоцене. Описания четырех других эндемичных кальцефильных таксонов из хр. Черского публикуются отдельно.

ЛИТЕРАТУРА

Хохряков А. П. (1973). Редкие виды растений из южной части Магаданской области. Бот. ж., 58, 12.— Хохряков А. П. (1975). Редкие и новые для Колымского нагорья виды растений. Бот. ж., 60, 10.— Хохряков А. П. (1976). Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилежащей части Охотии в пределах Магаданской области. Бот. ж., 61, 11.— Юрцев Б. А. (1976). Новые данные по фитогеографии хребта Черского. В кн.: Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Ботаника (тезисы докладов). Петрозаводск.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 22 IV 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58.005 : 582.57

К. А. Захариади

ЗАМЕТКИ О ВНУТРИРОДОВОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РОДА *ORNITHOGALUM* L. (*LILIACEAE*)

C. ZAHARIADI. NOTES ON THE INTRAGENERIC CLASSIFICATION OF THE GENUS *ORNITHOGALUM* L. (*LILIACEAE*)

Предложена классификация видов рода *Ornithogalum*, исследованных в серии предыдущих работ (Zahariadi, 1962, 1965); ранее (Zahariadi, 1965) было описано 8 подродов и 17 секций. Новые исследования на живых растениях, полученных из Средней и Восточной Европы (Венгрия, Румыния, Украинская ССР), а также из районов древнего Средиземья (Кавказ, Греция, Болгария, Португалия), позволили автору дополнить его классификацию. В нее включены подроды *Cathissa* (Salisb.) Baker и *Caruelia* (Parl.) Baker, а также два вновь описанных подрода и 6 секций.

В нашей предыдущей работе была предложена классификация *Ornithogalum* из районов древнего Средиземья и сопредельных стран (Zahariadi, 1965). За последнее десятилетие исследования были дополнены благодаря новым сборам автора, а также материалу, полученному из ряда стран — Румынии, СССР (Крым, Кавказ, Украина), Израиля, Италии, Португалии, Франции, Болгарии и главным образом из Греции.

Приношу сердечную благодарность за присланный материал (луковицы) З. Т. Артюшенко, а также А. С. Шхиян, Л. Приваловой, Н. Д. Агаповой, Н. Фейнбрюн, Ф. Коллманн, Ф. Гарбари, В. Грейтеру, ныне покойному Н. А. Стоянову и в особенности Е. Стаматиаду, которая собрала бóльшую часть материала из Греции. Благодарю за помощь в работе дирекцию музея Гуландрис (Кифиссия, Греция), а также сотрудников З. Дрекулаи, А. Пассу, М. Милона, В. Замбели и Г. Дзалавра.

Методика

Методы исследования описаны в наших предыдущих работах (Zahariadi, 1962, 1965, 1968, 1975). Изучались живые растения в природе и на опытных участках в различных экологических условиях в течение всего онтогенетического цикла (от семени до семени); такие исследования мы называем четырехмерными. Кроме того, растения или отдельные их органы сохранялись для дополнительных (названных нами трехмерными) исследований в различных фиксирующих смесях, так как изучение гербарного материала оказалось большей частью недостаточным. Издавна известные, используемые в таксономии рода (Baker, 1872; Boissier, 1884; Helácsy, 1906—1912) признаки были уточнены и найдены новые. Ими являются строение луковицы (Irmisch, 1850; Ахвердов, 1956; Zahariadi, 1962; Агапова, 1966а, б, 1974), строение устьиц, клеток эпидермы и т. п., строение завязи, тип прорастания (Lubbock, 1892; Chouard, 1932; Васильченко, 1937а, б; Gilbert, Léonard, 1954; Филимонова, 1958), анатомия проростка, геронтоморфозы плодоножек и т. д. Особое значение придавалось структуре интегумента семян в различных фазах созревания. Были также частично использованы биохимические признаки, такие, как спектр поглощения экстрактов листьев (Zahariadi, Petraşcu, 1968),

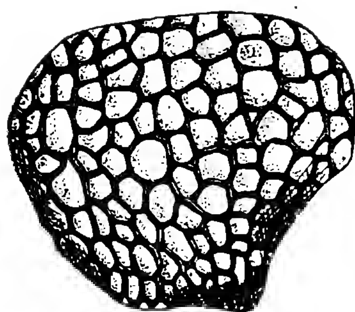


Рис. 1. Форма и поверхность семени у *Ornithogalum lanceolatum* Labill. (подрод *Oreogalum*).

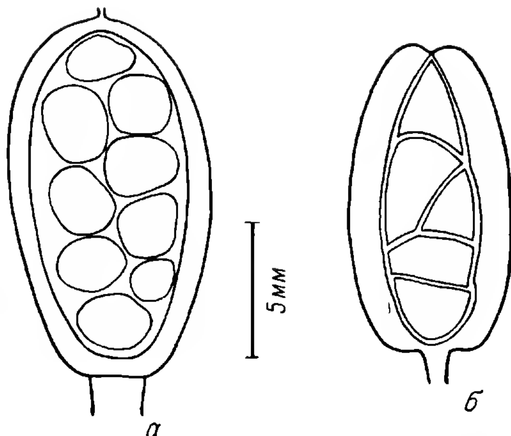


Рис. 2. Форма семян и их расположение в коробочке у видов *Ornithogalum* (передняя стенка гнезда удалена).

а — *O. amphibolum* Zahar. (подрод *Amphibolum*), *б* — *O. brevistylum* Wolfn. (подрод *Beryllis*).

вкус луковицы (Агапова, 1966а), запах цветков, устанавливаемый субъективно из-за отсутствия соответствующей аппаратуры (Wright, 1964). Хромосомные числа и идиограммы были учтены по литературным данным (Агапова, 1966а, б, 1967а, б, 1974; Cullen, Ratter, 1967; Lungeanu, 1972). На наш взгляд, эти числа, по-видимому, мало применимы для систематики рода *Ornithogalum* как очень изменчивые в пределах одного вида.

Описание и кодирование признаков и диагнем

Для внутриродовой классификации были использованы 34 признака и 97 диагнем, кодированных по Е. Г. Балковскому (1964), которые представлены в политомической табл. 1 для каждого внутриродового таксона.

А. Семена до полного созревания (начинающие буреть, но еще не сморщенные).

1. Размеры[1]

— мелкие 1.0—1.8×0.9—1.1 мм 01.1

— средние 2.2—4.2×1.5—3.0 мм (рис. 1) 01.2

— крупные 3.8—6.5×3.0—3.2 мм 01.3

2. Форма (за исключением крайних в каждом гнезде)

— округлые, яйцевидные, иногда слегка угловатые из-за взаимного давления, заостренные или тупые, не черепитчато-перекрывающиеся (рис. 2, *а*) 02.1

— гранистые, удлиненно-призматические, более или менее плотно черепитчато-расположенные (если их не меньше 5—6 в гнезде) (рис. 2, *б*) 02.2

— плоские, плотно черепитчато-расположенные; ширина больше длины 02.3

3. Семенной покров (интегумент)

— из 2—3 слоев клеток (исключая грани и семенной шов) 03.1

— более чем из 3 слоев 03.2

Б. Клетки эпидермы семени.

4. Размеры и форма стенок

— большие, 125—400×100—200 мкм, округлые, многоугольные, овальные, эллиптические или удлиненные, образующие крупноячеистую сеть. На поперечном срезе клетки в недозрелом состоянии крупные, округлые, наружная тангенциальная стенка тонкая, прозрачная (рис. 3, *г*), при дальнейшем созревании оседает, прилипая к внутренней утолщенной

[1] Столбцы цифр — код.

Внутриродовая классификация рода *Ornithogalum*

Подроды и секции	Группа													
	А			Б		В		Г		Д				
	семена			клетки				проростки семян		луковица				
				эпидермы		гиподермы								
	размеры	форма	интегумент	размеры и форма стенок	пигментация	размеры	форма	тип	сосудистые пучки семядоли	годичные циклы	чешуи луковиц	число чешуй в цикле	вегетативное размножение	вкус
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Subg. *Beryllis* (Salisb.) Baker (1872)	2.3	2	2	4	3	1.2	1	1	2	2	1.2	2	1	1
Sect. *Involuta* Zahar. (1965)	2.3	2	2	4	3	1.2	1	1	2	2	1	2	1	1
Galactea Zahar. (1970)	2.3	2	2	4	3	1.2	1	1	2	2	1	2	1	1
Albedo Zahar. (1965)	2.3	2	2	4	3	1.2	1	1	2	2	2	2	1	1
Subg. *Eustachys* (Salisb.) Zahar. (1965)	2	1.2	1	4	3	2	1	1		1.2	2	2	1	2
Ophiogalum Zahar. (1970)	2	1	1	4	3	2	1	3		1	2.3	1.2	1	
Sect. *Lambda* Zahar. (1965)	2	1	1	4	3	2	1			1	3	1.2	1	
Ascendentia (Zahar.) Zahar.	2	1	1	4	3	2	1	3		1	2	1	1	
Subg. *Leptotesta* Zahar.	2	1	1	3	1	2	1	3		1	2	1.2	1	1
Sect. *Oligophylla* Zahar. (1965)	2	1	1	3	1	2	1			1	2	1	1	1
Duplicia Zahar.	2	1	1	3	1	2		3		1	2	2	1	
Subg. *Oreogalum* Zahar. (1965)	2	1	2	1	1	1	1	3	1	1	1.2 3	2	1	1
Sect. *Platyphylla* (Feinbr.) Zahar. (1965)	2	1	2	1	1	1	1	3	1	1	1.2 3	2	1	1
Lanceolata Zahar. (1965)	2	1	2	1	1	1	1	3	1	1	2	2	1	1
Subg. *Anosmium* Zahar. (1970)	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	3	2	1	1
Sect. *Oreoides* Zahar. (1965)	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	3	2	1	1
Subg. *Hypogaeum* Zahar. (1970)	2	1	1	1	1	1	1	3	1	1	2.1	1.2	1	1
Sect. *Fimbriata* Zahar. (1965)	2	1	1	1	1	1	1	3	1	1	2	1	1	1
Aptera Zahar. (1965)	2	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	2	1	1
Tenuifolia Zahar.	2	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	2	1	1
Recurva Zahar.	2	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	2	1	1
Subg. *Amphibolum* Zahar. (1965)	2	1	1	1	1	1	1	1		1	1	2	1	2
Sect. *Amphibola* Zahar. (1962)	2	1	1	1	1	1	1	1		1	1	2	1	2
Subg. *Amphigalum* Zahar.	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.2	2	1	1.2
Sect. *Pterogalum* Zahar. (1965)	2	1	1	1	1	1	1	1		1	1	2	1	1
Nana Zahar. (1965) emend.	2	1	1	1	1	1	1	1		1	1	2	1	1
Subg. *Ornithogalum*	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	2	1 2	1
Sect. *Obtusangula* Zahar. (1965)	2	1	1	1	1	1	1	1		1	3	2	1	1
Ornithogalum	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	2	1	1
Refracta Zahar.	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	2	2	1
Exarata Zahar.	2	1	1	3	1	2	2			1	3	2	1	2
Subg. *Myogalum* (Link) Peterm. (1849)	2	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	2	3	1
Caruelia (Parl.) Baker (1872)	3	1	2	3	3					2	1.2	2	1	1
Cathissa (Salisb.) Baker (1872)	1	2	1	2	2	2	1			1	2	1	1	1

Примечание. В четвертом сверху горизонтальном подразделении указаны признаки, а

ЦА 1

(Политомическая таблица признаков и диагнем)

признаков

Е						Ж			З				И						К
листья						соцветие			цветок				андроцей, гинецей						2 n
ширина	верхушка	цвет	верхняя поверхность	края	начало вегетационного периода	цветочная стрелка	форма	плодоножки	листочки околоцветника	внутренняя поверхность	наружная поверхность	запах	нити тычинок	завязь (срез)	столбик (длина)	столбик (диаметр)	коробочка (ребра)	коробочка (эпидерма)	хромосомные числа
15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
2	1	2	1	1	2.3	2	4	2	1.2	1.2	1.2 3	1.3 4	1	1	1.2	1	1	1	2.3 4.5
2	1	2	1	1	2.3	2	4	2	1	2	3	3	1	1	1	1	1	1	2.3
2	1	2	1	1	2.3	2	4	2	2	1	1	1	1	1	1.2	1	1	1	2.3 4.5
2	1	2	1	1	2.3	2	4	2	2	1	2	4	1	1	2	1	1		
2	1	1	1		2.3	2	4	3	2	1	1.2	1	1	1	1	1	1	1	3
1.2	1	1	2.1	1.2	1.3	1.2 3	3	3.4	2	1	1	1.4	1	2.3	1.2	1	3	1.2	
1.2	1	1	2	1.2	3.1	1.2	3	3.4	2	1	1	4.1	1	2.3	1.2	1	3	1	
2	1	1	1	1	1	1.3	3	3	2	1	1	1	1	3	1	1	3	1.2	
2	1	1.2	1	1	1.3	2	3	3.7	2	1	1	2	1	3.4	1	1	3.4	1	2
2	1	2	1	1	1	2	3	7	2	1	1	2	1	3	1	1	3	1	
2	1	1	1	1	3	2	3	3	2	1	1		1	4	1	1	4	1	2
2	1	1	1	1	3	1.2	3	3	2	1	1	1	1	2.3	1	1	2	1	1.2
2	1	1	1	1	3	1.2	3	3	2	1	1	1	1	2.3	1	1	2	1	1.2
2	1	1	1	1	3	1	3	3	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1.2
2	1	2	1	1	3	2	3	3	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	2
2	1	2	1	1	3	2	3	3	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	2
1.2	1	1.2	1.2	2	3	1.2	3	3.4 6	2	1	1	1	1	2.3	1.2	1	2.3	1.2	1.4
2	1	1.2	1	2	3	1	3	4	2	1	1	1	1	3	1	1	3	2	1.4
1	1	1	2	2	3	1	3	4	2	1	1	1	1	2	1	1	2	2	
1	1	1	2	2	3	2	3	3	2	1	1	1	1	3	2	1	3	1	
1	1	1	2	2	3	2	3	6	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	
1	1	1.2	2	2	3	2	3.4	3	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2
1	1	1.2	2	2	3	2	3.4	3	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2
2.1	1	2.1	1.2	1.2	3	2.1	3	3.4	2	1	1	1	1	2.3	1	1	2.3	1	1.2
1	1	1	2	2	3	1	3	3	2	1	1	1	1	3	1	1	3	1	
1	1	2	2	2	3	1	3	4	2	1	1	1	1	3	1	1	3	1	1.2
1.2	1	1.2	1.2	2	3	1.2	3.4	3.4	2	1	1	1.2	1	2.3	1	1	2.3	1	2.3 4.5
2	1	2	1	2	3	2	3	3	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	2.4
1.2	1	1.2	2	2	3	2	3	3	2	1	1	2	1	3	1	1	3	1	2.3 4.5
1.2	1	1.2	2	2	3	1	4	4	2	1	1	2	1	3	1	1	3	1	2.3 4.5
1	1	1	2		1	2	3	3	2	1	1	1	1	3	1	1	3	1	
2	1	1	2	1	1	2	2	5	3	1	1	1	2	1	1.2	2	2		1.2 3.5
2	1	1	1	1	3	2	3	3	2	1	2	3	1	2	1	2	1	1	4.5
2	2	1	1	1	3	2	1	1	2	1	2	1	1	1	1.2	1.2			4

пятом — их порядковые номера.

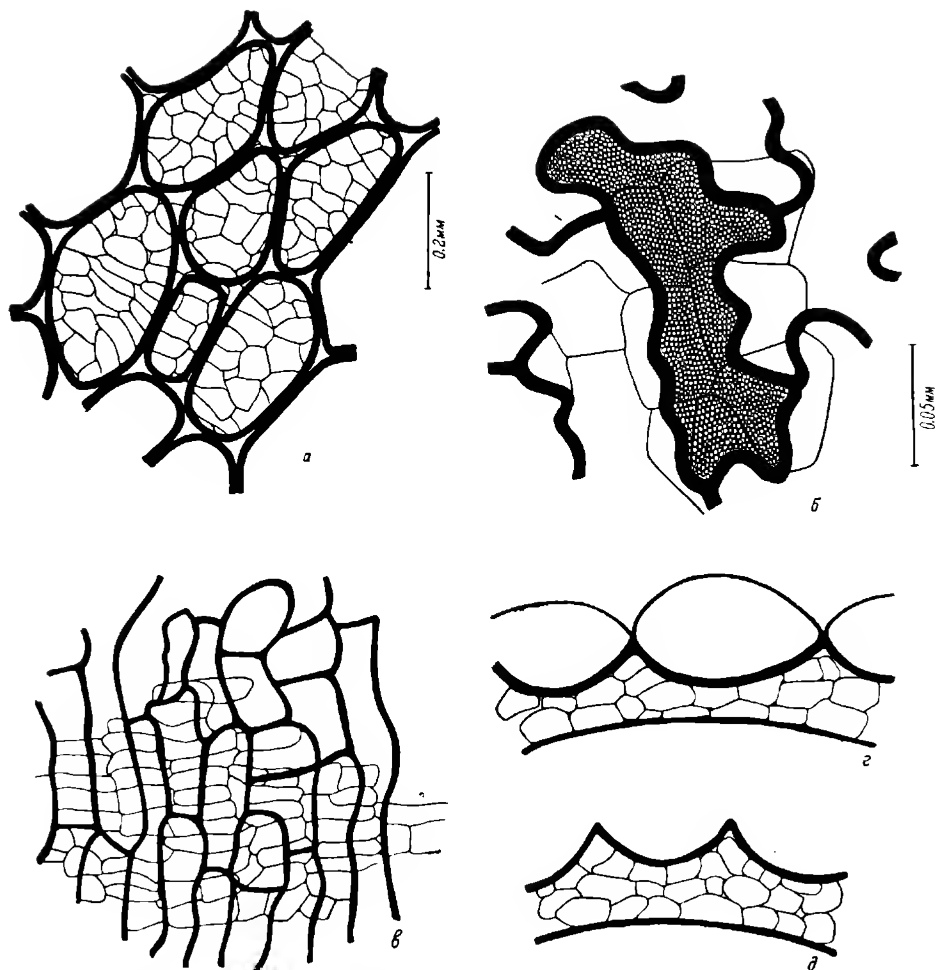


Рис. 3. Клетки эпидермы семени у представителей четырех подродов *Ornithogalum*.

а — *O. armeniacum* Baker (подрод *Ornithogalum*), *б* — *O. unifolium* Ker-Gawl. (подрод *Cathissa*), *в* — *O. oligophyllum* Clarke (подрод *Leptotesta*), *г*, *д* — *O. gussonei* Ten. (подрод *Hypogaeum*; *г* — поперечный срез эпидермы незрелого семени, *д* — зрелого).

и пигментированной стенке (рис. 3, *д*). Радиальные стенки не волнистые и без зигзагов (рис. 1; 3, *а*) 04.1

— средние (шир. 40—100 мкм), образующие нерегулярную крупноячеистую сеть. Радиальные стенки глубоковыемчатые, волнисто-лопастные (рис. 3, *б*) 04.2

— узкие (шир. 45—85 мкм), удлиненные или короткие, образующие мелкоячеистую сеть. Радиальные стенки не волнистые, без зигзагов (рис. 3, *в*) 04.3

— узкие (шир. 40—70 мкм), удлиненные или короткие, образующие мелкоячеистую сеть. Радиальные стенки хотя бы частично мелковолнистые или зигзагообразные (рис. 4, *а*—*в*) 04.4

5. Пигментация в начале или в середине созревания

— равномерная, нештриховатая, иногда в виде порошковидного налета, без угловатых или игольчатых крупных конкреций (рис. 3, *а*, *в*) 05.1

— мелкоточечная на внешней тангенциальной стенке, без крупных конкреций (рис. 3, *б*) 05.2

— с ясно выраженными угловатыми или игольчатыми конкрециями, часто с крупноточечной сетью на внешней тангенциальной стенке (рис. 4, *а*—*в*) 05.3

В. Клетки гиподермы.

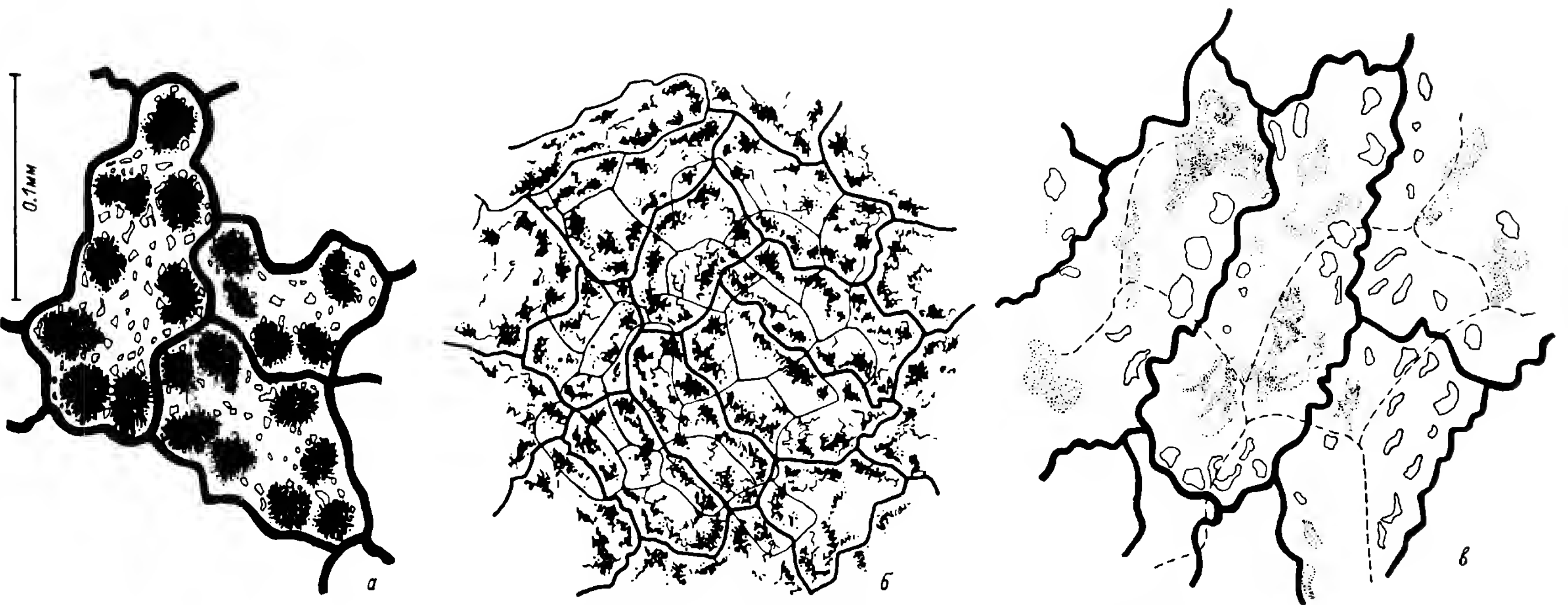


Рис. 4. Клетки эпидермы семени у представителей двух подродов *Ornithogalum*.

Подрод *Beryllis*: *а* — *O. flavescens* Lam., *б* — *O. creticum* Zahar.; *в* — *O. arcuatum* Stev. (подрод *Eustachys*).

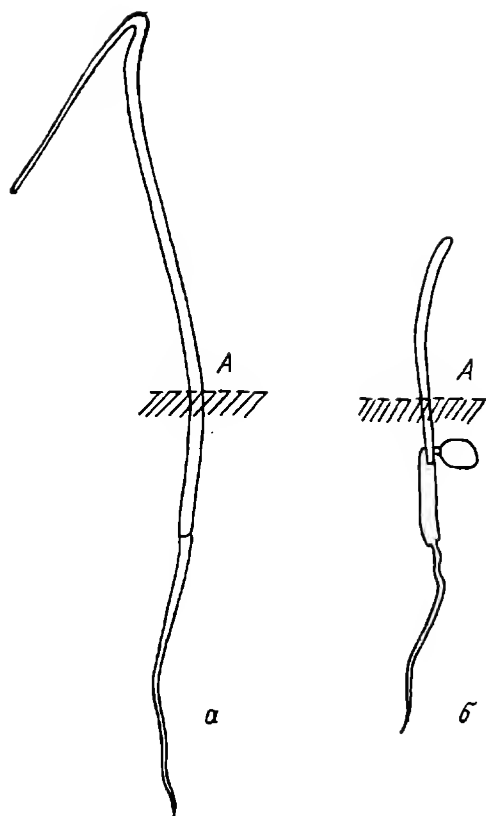


Рис. 5. Типы прорастания семян у видов *Ornithogalum*.

а — *O. boucheanum* (Kunth) Aschers. (подрод *Myogalum*). Надземное прорастание; *б* — *O. fimbriatum* Willd. (подрод *Hypogalum*). Подземное прорастание. *А* — поверхность почвы.

6. Размеры

— меньше клеток эпидермы (рис. 3, *а*) 06.1

— почти равны или длиннее ширины клеток эпидермы (в их наиболее узкой части) (рис. 3, *б*) 06.2

7. Форма и ориентация клеток гиподермы

— более или менее четырех- или многоугольные, овальные или овально-эллиптические, широкие или узкие; ориентация беспорядочная (рис. 3, *а*) 07.1

— узколинейные, ориентированные поперек клеток эпидермы, превышают их ширину (рис. 3, *в*) 07.2

Г. Проростки семян.

8. Тип проростка

— связник выходит на поверхность почвы и зеленеет, образуя колено (петельку); в первый год настоящие листья не образуются (рис. 5, *а*) 08.1

— связник выходит на поверхность почвы и зеленеет; в первый год жизни развивается несколько настоящих листьев 08.2

— связник семядоли не показывается на поверхности почвы и не зеленеет (рис. 5, *б*) 08.3

9. Сосудистые пучки семядоли

— в числе двух 09.1

— многочисленные 09.2

Д. Луковица (взрослая, после цветения).

10. Число годичных циклов (осенью, в период покоя) без почки возобновления

— 1 . . . . 10.1

— 2—3 . . . . 10.2

11. Чешуи луковиц

— свободные, незамкнутые, все полутуникатные (изредка наружная — туникатная у основания) 11.1

— не срастающиеся между собой (иногда слегка срастающиеся краями у основания), наружные туникатные, внутренние туникатные или полутуникатные 11.2

— срастающиеся между собой в нижней части или по всей длине, образуют плотную клубневидную луковицу 11.3

12. Число листоносных чешуй (в последнем цикле)

— 1—4 . . . . 12.1

— более 4 . . . . 12.2

13. Вегетативное размножение

— делением луковицы или луковицами-детками мало- или многочисленными, прорастающими осенью или в первый же год; луковички с длительным, двухлетним периодом покоя отсутствуют 13.1

— луковицами-детками (кроме них имеются и покоящиеся луковички, прорастающие через 1—2 года или совсем не прорастающие) . . . 13.2

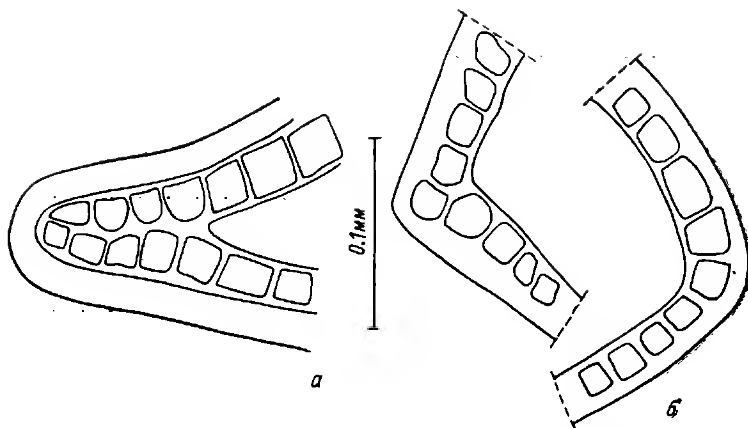


Рис. 6. Поперечный срез края листа у видов *Ornithogalum*.
а — *O. tempskyanum* Freyn et Sint. (подрод *Leptotesta*), *б* — *O. gussonei* Ten. (подрод *Hypogaeum*).

— двухлетними луковичками, прикрепленными в первом году к маточной луковице и образующими на второй год один толстый контрактильный корешок, отрывающий молодое растение и отдаляющий его от маточной луковицы 13.3

14. Вкус луковицы

— нейтральный, пресный или слегка сладковатый 14.1

— горький или горько-перечный 14.2

Е. Листья.

15. Ширина

— узколинейные, 1—4 (5) мм, желобчатые или вогнутые 15.1

— широкие, (5) 6—20 (30) мм, плоские или желобчатые 15.2

16. Верхушка листа

— тупая или слабо заостренная, без узколинейного удлиненного или короткого остроконечия (на срезе округлой формы) 16.1

— заканчивается узколинейным, удлиненным (50—80 мм) остроконечием (на срезе округлой формы) 16.2

17. Цвет

— светло- или темно-зеленый 17.1

— сизый или сизоватый, по крайней мере на одной из сторон . . 17.2

18. Верхняя поверхность

— без белой полоски посредине, палисадная ткань сплошная . . 18.1

— с белой полоской посредине, где палисадная ткань прервана . . 18.2

19. Края листьев на поперечном срезе

— утонченные, образованные двумя слоями, состоящими из 3—12 пар эпидермальных клеток, не разделенными палисадной тканью (рис. 6, *а*) 19.1

— тупые, туповатые или усеченные, с одним слоем эпидермы, иногда с 1—2 добавочными клетками (рис. 6, *б*) 19.2

20. Начало вегетационного периода

— весна (в Средиземноморье) 20.1

— весна (в Средней Европе) 20.2

— осень или зима (в Средиземноморье и в Средней Европе) . . 20.3

Ж. Соцветие.

21. Надземная часть цветочной стрелки (признак, незаметный на гербарном материале)

— очень короткая; соцветие почти сидячее на поверхности почвы 21.1

— удлиненная, прямостоячая; соцветие отдалено от поверхности почвы 21.2

— простертая на поверхности почвы 21.3

22. Форма соцветия

— узколинейная не односторонняя кисть; плодоножки одинаковой длины 22.1

— односторонняя кисть; плодоножки почти одинаковой длины . . 22.2

— щитковидная или зонтикообразная неодносторонняя кисть, короткая или удлиненная, с неравными плодоножками 22.3

— более или менее удлиненная кисть, обычно многоцветковая, с более или менее равными плодоножками 22.4

23. Плодоножки (у видов с расположенным на поверхности почвы соцветием, форма плодоножки зависит от их положения в соцветии и от плотности почвы)

— очень короткие, 1—5 мм, короче коробочки 23.1

— длиннее коробочки, прямостоячие, прижатые к оси соцветия 23.2

— косо вверх направленные, горизонтально отстоящие или несколько вниз отклоненные (по крайней мере нижние), прямые или слегка дугообразные, у основания без утолщения 23.3

— преломленные или вниз отклоненные, сильно утолщенные у основания; коробочка более или менее вертикально расположенная . . . 23.4

— короткие, дугообразно книзу отогнутые, с плотным, но не утолщенным основанием; коробочка поникшая, не касающаяся поверхности почвы 23.5

— удлиненные, дугообразные, поникающие, с плотным, но не утолщенным основанием; коробочки (по крайней мере нижние) при созревании распростертые на поверхности почвы 23.6

— повислые из-за тяжести коробочки, с дряблым основанием; коробочка висячая, не касается почвы 23.7

З. Цветок.

24. Листочки околоцветника

— более или менее плоские в начале цветения, позднее сужаются, края их продольно скручиваются; после цветения прилегают к зеленой коробочке, не охватывая ее 24.1

— плоские или поперек вогнутые, с нескручивающимися к концу цветения краями, после цветения охватывают коробочку 24.2

— продольно изогнутые наружу начиная с середины, что придает околоцветнику колокольчатый вид; края плоские, не скручивающиеся 24.3

25. Внутренняя поверхность наружных листочков околоцветника

— молочно-белая 25.1

— желто-зеленая, желтоватая или зеленовато-белая 25.2

26. Наружная поверхность наружных листочков околоцветника

— белая, с более или менее широкой зеленой полоской 26.1

— белая без зеленой полоски или последняя только у верхушки 26.2

— желтоватая или зеленоватая, с расплывчатой зеленой полоской 26.3

27. Запах цветков (в теплую, солнечную погоду, к 11—12 часам)

— незаметный 27.1

— приятный, ванильный 27.2

— приятный, медовый, иногда напоминающий яблочный или запах горького миндаля 27.3

— неприятный 27.4

И. Андроцей и гинецей.

28. Внутренние тычиночные нити

— узкие, без зубцов 28.1

— широкие, лепестковидные, наверху с тремя зубцами, из которых средний несет пыльник 28.2

29. Завязь (на поперечном срезе, в верхней части)

— круглая или с тремя полукруглыми или бороздчатыми невыдающимися ребрами 29.1

— с шестью слабо или сильно выдающимися тупыми, округлыми или островатыми ребрами 29.2

— с шестью выдающимися островатыми или крылатыми первичными

и шестью вторичными ребрами, окаймляющими септальную бороздку . . 29.3

30. Длина столбика
— короче или равна завязи 30.1
— длиннее завязи 30.2

31. Толщина столбика (у живого растения)
— нитевидный, 0.3—0.7 мм в диам. 31.1
— утолщенный, 0.8—1.6 мм в диам. 31.2

32. Коробочка в поперечном разрезе (до полного созревания)
— круглая или с тремя округлыми или бороздчатыми ребрами 32.1
— с шестью слабо выдающимися округлыми ребрами 32.2
— с шестью выдающимися островатыми или крылатыми ребрами 32.3
— с шестью главными и шестью вторичными ребрами 32.4

33. Клетки наружной эпидермы коробочки (в верхней ее части)
— более или менее удлиненные, узкие, часто извилистые . . . 33.1
— короткие, округлые или почти квадратные 33.2

К. 34. Соматическое число хромосом, 2n
— 12 . . . . 34.1
— 14—24 . . . . 34.2
— 26—32 . . . . 34.3
— 34—36 . . . . 34.4
— 40 и более 34.5

Новые подроды и секции

Большинство описаний подродов и секций, предложенных мною (Zahariadi, 1965), еще раз уточняются в настоящей работе. Ввиду привлечения материала по ряду видов из других частей ареала рода и увеличения числа изученных видов описываются 2 новых подрода и 6 новых секций.

Subgen. Leptotesta Zahar. subgen. nov.

Morphologia et biologia bulbi florumque ut in subgenere *Ophiogalum* Zahar., sed differt cellulis epidermidis seminis granulis pigmentatis destitutis et parietibus subrectis non infractis (рис. 3, *b*).

Typus subgeneris: *O. oligophyllum* Clarke.

Представители нового подрода, выделенного из ранее описанного подрода *Ophiogalum*, отличаются клетками эпидермы семян без угловатых игольчатых темноокрашенных конкреций и радиальными, почти прямыми, без зигзагов стенками.

Тип подрода: *O. oligophyllum* Clarke.

Subgen. Amphigalum Zahar. subgen. nov.

Bulbus, flores, semina et plantulae ut in subgenere *Amphibolo*. Folia late vel anguste canaliculata, supra cum linea alba. Pedicelli fructiferi ascendentes, declinati vel valde refracti. Ovarium et capsula sexcostatae, costis obtusis acutis vel alatis. Germinatio seminum epigaea.

Typus subgeneris: *O. sibthorpii* Greut.

Луковица, цветки, семена и проростки как в подроде *Amphibolum*. Листья широко- или узкожелобчатые, с белой полоской на верхней стороне. Плодоножки восходящие, отогнутые или сильно преломленные. Завязь и коробочка с шестью тупыми, островатыми или крылатыми ребрами. Прорастание надземное.

Тип подрода: *O. sibthorpii* Greut.

Представители нового подрода *Amphigalum* (*O. sibthorpii*, *O. wiedemanni*, *O. sphaerolobum*, *O. exscapum*, *O. retrorsum*), выделенные большей частью из ранее описанного подрода *Anosmium*, отличаются узко- или широкожелобчатыми листьями, с белой полоской на верхней стороне.

Примечание. Подрод *Anosmium* в новом, более узком понимании (*O. oreoides*, *O. atticum*) отличается от сходного с ним по внешней морфологии подрода *Oreogalum* (тип *O. montanum*) надземным типом

прорастания, тогда как у видов последнего из Италии, с Балканского полуострова, Кавказа и Малой Азии прорастание всегда подземное.

Sect. Duplicia Zahar, sect. nov. (subgen. *Leptotesta*).

Folia plana, supra linea alba destituta. Bulbus ex squamis liberis non concrescentibus tunicatis. Ovarium et capsula lobis primariis 6 et secundariis 6 praeditae.

Typus sectionis: *O. tempskyanum* Freyn et Sint.

Эта секция характеризуется листьями без белой полоски на верхней стороне, прямыми восходящими плодоножками и эпидермой семян такого же типа, как у подрода *Leptotesta*. Типовой вид секции особенно замечателен 6 вторичными ребрами завязи и коробочки.

Тип секции: *O. tempskyanum* Freyn et Sint.

В исследованном нами материале из Средиземноморья не удалось пока найти других видов с подобным строением завязи и коробочки.

Луковицы собраны Н. Д. Агаповой в 1963 г. на горе Арагац (Армения) и любезно присланы для пополнения нашей живой коллекции. Диагнозы и рисунки составлены по нашим культивированным экземплярам и совпадают с данными Агаповой (1966б, 1974), которая впервые описала этот тип завязи и коробочки, сопроводив описание рисунком.

Sect. Tenuifolia Zahar. sect. nov. (subgen. *Hypogaeum*).

Bulbus simplex; squamae liberae, non concrescentes, usque ad basin fissae, semitunicatae. Folia angusta, viridia, supra linea alba praedita. Capsula erecta. Cellulae epidermidis seminis magnae, granulis pigmentatis atrofuscis destitutae, parietibus non undulatis, nec infractis. Germinatio seminum hypogaea, cotyledon non foliiformis, hypogaea, albicans.

Typus sectionis: *O. gussonei* Ten.

Луковица из отдельных, не сросшихся между собой полутуникатных чешуй; листья зеленые, с продольной белой полоской на верхней стороне. Надземная часть стебля более или менее удлиненная, так что соцветие отдалено от поверхности почвы. Геокарпия отсутствует. Эпидерма семени крупноячеистая, клетки без темноокрашенных гранул, с неволнистыми и незигзагообразными стенками. Семядоля подземная, беловатая.

Тип секции: *O. gussonei* Ten.

Секция включает несколько видов из Средиземноморья и прилегающих территорий, но не из Средней и Западной Европы, где растения под названиями *O. tenuifolium* и *O. gussonei* относятся к *O. kochii*, который мы включаем в подрод *Ornithogalum*.

Sect. Recurva Zahar. sect. nov. (subgen. *Hypogaeum*).

Bulbus simplex; Squamae liberae non concrescentes usque ad basin fissae — semitunicatae. Folia viridia, supra linea alba angusta praedita. Pedicelli fructiferi deorsum arcuatim curvatae, graciles, basi non incrassati. Capsulae costis obtusis, semimaturae superficiem terrae attingentes. Cellulae epidermidis seminis magnae, granulis pigmentatis destitutae, parietibus non undulatis, nec infractis. Germinatio seminum hypogaea.

Typus sectionis: *O. woronowii* Krasch.

Луковица из отдельных, не сросшихся между собой полутуникатных чешуй. Листья с продольной узкой белой полоской на верхней стороне. Надземная часть стебля более или менее удлиненная, так что основание соцветия находится над поверхностью почвы. Плодоножки без утолщения у основания, равномерно тонкие, дугообразно отогнутые вниз, вследствие чего полузрелые коробочки касаются почвы. Эпидерма семени крупноячеистая, без крупных темноокрашенных гранул. Радиальные стенки почти прямые, не волнистые и не угловатые. Тип прорастания подземный.

Тип секции: *O. woronowii* Krasch.

Sect. Pedunculata Zahar. sect. nov. (subgen. *Amphigalum*).

Pedicelli fructiferi elongati, ascendentes vel horizontaliter expansi, basi non incrassati. Ovarium et capsula obtuse-sexangulares, costis rotundato-obtusis, dorso non carinatis; a sectionibus *Pterogalum* et *Nana* optime distinguitur.

Typus sectionis: *O. sphaerolobum* Zahar.

Плодоножки удлиненные, без утолщения у основания, восходящие или горизонтально-распростертые. Завязь и коробочка с шестью округлыми ребрами, не утолщенными и не крылатыми на спинке.

Тип секции: *O. sphaerolobum* Zahar.

Sect. Refracta Zahar. sect. nov. (subgen. *Ornithogalum*).

Bulbus ex squamis inter se concrescentibus, tuberiformis. Bulbilli annotini numerosi, sub tunica communa inclusi, dein liberi, aphylli, latentes. Folia linearia, supra linea alba praedita. Pedicelli fructiferi refracti, basi incrassati. Cellulae epidermidis seminis magnae, granulis pigmentatis destitutae, parietibus non undulatis, nec infractis. Germinatio seminum epigaea, cotyledon viridis, apice genuflexa.

Typus sectionis: *O. refractum* Kit.

Луковица плотная, со сросшимися чешуями, окруженная более или менее многочисленными, сначала покрытыми наружными оболочками, позднее свободиыми, покоящимися луковичками, прорастающими через 1—2 года или вовсе не прорастающимн. Листья с белой полоской на верхней стороне. Плодоножки у основания утолщенные, более или менее сильно преломленные или образующие тупой угол с осью соцветия. Эпидерма семени круиноячеистая, клетки ее без крупных темноокрашенных гранул; радиальные стенки не волнистые и не угловатые. Тип прорастания семян надземный: семя выносится над поверхностью почвы и семядоля зеленеет, образуя «петельку».

Тип секции: *O. refractum* Kit.

Sect. Exarata Zahar. sect. nov. (subgen. *Ornithogalum*).

Bulbus simplex, ex squamis inter se concrescentibus, bulbum solidum pseudotuberiformem formantibus. Folia vernalia, viridia, supra linea alba praedita. Capsula (in statu immaturo) profunde sexcostata, lobis obtusis valde prominentibus. Cellulae epidermidis seminis angustae, parietibus radialibus non anguloso-infractis, nec undulatis, granulis pigmentatis destitutis; cellulae hypodermidis angustissimae.

Typus sectionis: *O. exaratum* Zahar.

Луковица плотная, со сросшимися чешуями. Листья появляются только весной даже в Средиземноморье, зеленые, с белой продольной полоской на верхней стороне. Коробочка с сильно выдающимися, но не тонкими крылатыми ребрами. Клетки эпидермы семени узкие, без крупных темноокрашенных гранул; радиальные стенки не волнистые, не угловатые. Клетки гиподермы очень узкие.

Тип секции: *O. exaratum* Zahar.

Привожу предварительный перечень таксонов рода *Ornithogalum* из Средиземья и соиредельных стран. В табл. 2 указаны 70 видов и их распределение по подродам и секциям, а здесь — число видов в каждом подроде:

Beryllis — 11	*Ophiogalum* — 5	*Caruelia* — 3
Hypogaeum — 9	*Eustachys* — 5	*Leptotesta* — 2
Ornithogalum — 9	*Amphibolum* — 5	*Cathissa* — 2
Oreogalum — 7	*Amphigalum* — 5	*Anosmium* — 2
Myogalum — 5		

Заключение

Наиболее важными признаками в системе рода *Ornithogalum* мы считаем следующие: строение завязи на поперечном срезе, структуру семенных покровов, тип прорастания семени. Строение луковицы в большинстве случаев также оказалось надежным признаком, хотя иногда, в частности в подроде *Oreogalum*, этот признак проявляет значительную изменчивость, с которой необходимо считаться. Большинство исследователей рода *Ornithogalum* совсем не принимало во внимание этих признаков и диагнем, а довольствовались незначительным числом других, менее константных, которых было недостаточно, чтобы различать не только два близких, но даже отдаленных друг от друга таксона.

Распределение по подродам и секциям изученных

Подрод	Секция	Вид	Подрод	Секция	Вид
Beryllis (Salisb.) Baker	*Involuta* Zahar.	*O. flavescens* Lam. (*O. pyrenaicum* L. p. p.) *O. sphaerocarpum* A. Kern. *O. visianicum* Tomm. *O. creticum* Zahar.	*Ophiogalum* Zahar.	*Lambda* Zahar.	*O. sigmoideum* Freyn et Sint. *O. transcaucasicum* Miscz. ex Grossh. *O. nivale* Boiss. (?)
				Ascendentia (Zahar.) Zahar. comb. nov.	*O. schmalhauseni* N. Albov *O. balansae* Boiss.
	Galactea Zahar.	*O. ponticum* Zahar. *O. brevistylum* Wolfn. (*O. pyramidale* L. (?)) *O. narbonense* L. *O. prasinantherum* Zahar. *O. reverchoni* Lange	*Leptotesta* Zahar.	*Oligophylla* Zahar.	*O. oligophyllum* Clarke
				Duplicia Zahar.	*O. tempskyanum* Freyn et Sint.
	Albedo Zahar.	*O. fischeranum* Krasch. *O. brachystachys* C. Koch	*Oreogalum* Zahar.	*Platyphylla* (Feinbr.) Zahar.	*O. montanum* Cyr. (Italie) » (Penins. Balc.) » (Israel) *O. platyphyllum* Boiss. *O. arianum* Lipsky
Eustachys (Salisb.) Zahar.	*Eustachys*	*O. arcuatum* Stev. *O. magnum* Krasch. et Schischk. *O. schelkownikovii* Grossh. *O. kurdicum* Bornm. *O. botezi* Săvul.		*Lanceolaia* Zahar.	*O. lanceolatum* Labill. *O. billardieri* Mout. *O. sororium* Schott (?) *O. cydni* Schott (?)
			Anosmium Zahar.	*Oreoides* Zahar.	*O. oreoides* Zahar. *O. atticum* Boiss. et Heldr.

Вот почему так часто встречаются ошибки в определениях видов. Например, *O. fischeranum* отличается по форме завязи, по отсутствию зеленой полоски на спинке листочков околоцветника и по характерному неприятному запаху цветков от *O. brachystachys* C. Koch (в понимании Крашенинникова — («Флора СССР», IV); Feinbrun, 1941; Cullen, Ratter, 1967). Как справедливо отмечают Каллен и Рэтер, присутствие расставленных зубцов или волосков по краям листьев недостаточно, чтобы обособить этот вид. Необходимы новые, более детальные исследования на живых растениях из естественных местообитаний в Малой Азии.

Морфолого-анатомическое изучение некоторых признаков позволяет разобраться в фенетических связях между видами, на первый взгляд очень близкими. Так, например, растения из Средней Европы, определенные как *O. tenuifolium* (=*O. gussonei*), оказались при сравнении со средиземноморскими принадлежащими не только к различным видам — *O. kochii* и *O. gussonei* — но, по нашему мнению, к различным подродам.

ЛИЦА 2

видов рода *Ornithogalum* из древнего Средиземья

Подрод	Секция	Вид	Подрод	Секция	Вид
Hypogaeum Zahar.	*Fimbriata* Zahar.	*O. fimbriatum* Willd. *O. sintenisii* Freyn *O. hyrcanum* Grossh. *O. pedicellare* B. et. K.	*Ornithogalum*	*Obtusangula* Zahar.	*O. comosum* Torn. *O. eigii* Feinbr.
	Aptera Zahar.	*O. amblyocarpum* Zahar.		*Ornithogalum*	*O. umbellatum* (L.) Zahar. emend. *O. kochii* Parl. *O. armeniacum* Baker
	Tenuifolia Zahar.	*O. gussonei* Ten. s. l. *O. costatum* Zahar. *O. neglectum* Zahar.		*Refracta* Zahar.	*O. refractum* Kit. *O. divergens* Bor. *O. degenianum* Polg. (?)
	Recurva Zahar.	*O. woronowii* Krasch.		*Exarata* Zahar.	*O. exaratum* Zahar.
Amphibolum Zahar.	*Amphibola* Zahar.	*O. amphibolum* Zahar. *O. trichophyllum* Boiss. et Heldr. *O. iraquense* Feinbr. (?) *O. brevipedicellatum* Boiss. *O. pycnanthum* Wendelbo	*Myogalum* (Link) Peterm.	*Myogalum*	*O. nutans* L. *O. prasandrum* Griseb. *O. ašeni* Velen. *O. boucheanum* (Kunth) Aschers. *O. libanoticum* Boiss. et Bl.
Amphigalum Zahar.	*Pterogalum* Zahar.	*O. wiedemanni* Boiss.			
	Nana Zahar.	*O. sibthorpii* Greut. *O. exscapum* Ten. *O. retrorsum* Zahar.	*Caruelia* (Parl.) Baker	*Caruelia*	*O. arabicum* L. *O. melanogynum* Cullen (=*O. leichtlinii*) *O. persicum* Hausskn.
	Pedunculata Zahar.	*O. sphaerolobum* Zahar.	*Cathissa* (Salisb.) Baker	*Cathissa*	*O. unifolium* Ker-Gawl. *O. concinnum* Salisb.

	O. gussonei Ten. (=*O. tenuifolium* Guss.) (subgen. *Hypogaeum*)	*O. kochii* Parl. (=*O. gussonei* et *O. tenuifolium* auct. Eur. med.) (subgen. *Ornithogalum*)
Ареал	Средиземноморье (Италия, Греция, Турция, Кавказ и др.)	Средняя, Западная и отчасти Восточная Европа
Луковица	Чешуи полутуникатные, между собой не сросшиеся	Чешуи, сросшиеся в плотную луковицу
Прорастание семян	Подземное	Надземное
Цветки	Без запаха	Пахучие

Такие ошибки в определении могут отчасти объяснить разноречивые результаты, получаемые цитологами. Цитологические данные, в особенности изучение хромосомных чисел, часто не дают для этого рода достаточной информации, так как эти данные нередко противоречивы даже

у одного и того же исследователя, применяющего одинаковые методы. Так, например, по данным Каллена и Рэтера (1967), у *O. oligophyllum* 2n=20, 24, 25 и 26, а у *O. sibthorpii* (=*O. nanum*) из различных местностей (Турция, Иран, Триест, Бот. сад Ботанического института АН СССР в Ленинграде) 2n=12, 16, 16+1B, 19, 20, 28.

По данным тех же авторов, а также Агаповой (1967а, б) и Лунджяну (Lungeanu, 1972), у *O. arcuatum* 2n=26, 28, 32 и 34, а у *O. lanceolatum* auct. 2n=16, 22 (? 16+6B) 20 (? 16+4B). Результаты нередко оказываются еще менее приемлемыми, когда сопоставляются данные авторов, работающих в различных странах по различной методике. Так, у *O. tenuifolium* из Греции 2n=16 (Cullen, Ratter, 1967), а у этого вида из Польши и Чехословакии (определенного как *O. kochii* в настоящей работе) 2n==18, 19, 20, 20+f, 27, 28, 29 (Czapik, 1965).

Ниже указаны некоторые разногласия между нашими определениями, сделанными с учетом новых признаков, и данными других авторов, в частности Каллена и Рэтера (1967).

1. *O. eigii* и *O. comosum* не являются синонимами, как считает Каллен. Мы согласны с Фейнбрюн (Feinbrun, 1941), которая полагает, что эти два вида самостоятельны. В этом убеждает сравнение живых растений *O. comosum* из Венгрии с образцами *O. eigii*, полученными из Израиля.

2. *O. sibthorpii* (=*O. nanum*) и *O. sigmoideum*, сходные на первый взгляд по сильно преломленным плодоножкам, мы относим к различным подродам *Amphigalum* и *Ophiogalum*.

3. *O. sintenisii*, *O. woronowii* и *O. schmalhauseni* с Кавказа и из Крыма являются самостоятельными видами, не имеющими ничего общего с с *O. sibthorpii* (=*O. nanum*), как ошибочно полагают Каллен и Рэтер.

4. *O. arcuatum* не является синонимом *O. brevistylum* (=*O. pyramidale* auct. non L.); эти два вида принадлежат к различным подродам — *Eustachys* и *Beryllis*.

5. Э. Буасье и Орфанидес (Boissier, Orphanidés: in Fl. graeca exsiccata, N 975) описали *O. atticum* как самостоятельный вид, отличающийся от сходного с ним *O. montanum*. С этим мнением согласились позднее Хельдрейх (Heldreich, 1890) и другие авторы. Позже Буасье (Boissier, 1884) неоправданно отказался от этого вида. Это объясняется тем, что, по-видимому, он не видел живых растений, как Орфанидес и Хельдрейх.

Как подчеркивалось не раз в наших предыдущих работах, гербарные экземпляры не всегда могут быть использованы для определения таксонов рода *Ornithogalum* и вообще луковичных, так что «типификация», на которой так настаивает формальная таксономия, в этом случае может привести к грубым погрешностям.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д. (1966а). Цитосистематическое исследование некоторых кавказских видов секции *Ornithogalum* рода *Ornithogalum* L. Бот. ж., 51, 2. — Агапова Н. Д. (1966б). О новой находке *Ornithogalum tempskyanum* Freyn et Sint. в Армении. Биол. ж. АН АрмССР, 19, 2.— Агапова Н. Д. (1967а). Дополнительные данные к кариосистематике кавказских видов рода *Ornithogalum*. Бот. ж., 52, 12.— Агапова Н. Д. (1967б). Цитосистематическое исследование кавказских представителей рода *Ornithogalum*. Автореф. канд. дисс. Л.— Агапова Н. Д. (1974). Сравнительно-кариологическая характеристика трех видов рода *Ornithogalum*. Бот. ж., 59, 3.— Ахвердов А. А. (1956). Биология декоративных геофитов Армении. Бюлл. Бот. сада АН АрмССР, 15.— Балковский Е. Г. (1964). Цифровой политомический ключ для определения растений.— Васильченко И. Т. (1937а). Морфология прорастания некоторых видов рода *Thermopsis* R. Br. Сов. бот., 2.— Васильченко И. Т. (1937б). О филогенетическом значении морфологии прорастания у крестоцветных трибы *Brassiceae* Havek. Сов. бот., 3.— Крашенинников И. М. (1935). Род *Ornithogalum* L. Флора СССР, IV.— Филимонова З. Н. (1958). Морфология проростка и биология сеянцев первого года развития рода *Allium* L. Узб. биол. ж., 6.— Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова.— Baker J. G. (1872). Revision of the genera and species of *Scilleae* and *Chlorogaleae*. J. Linn. Soc. Bot., 13.— Boissier E. (1884). Flora orientalis, V.— Chouard P. (1932). Diversité des types de plantules chez les Ails. Compt. rend. Acad. Sci., 195, 25, 1309.— Cullen J., J. A. Ratter. (1967).

Taxonomic and cytological notes on Turkish *Ornithogalum*. Not. Roy. Bot. Garden, Edinburgh, 27, 3.— Czapik R. (1965). Analiza kariotypu *Ornithogalum umbellatum* L. i *O. gussonei* Ten. Acta Biol. Cracov, ser. Bot., 8, 1.— Czapik R. (1966). Mechanizm roznicovania cytologicznego, w triploidalnych populacjach *Ornithogalum umbellatum* L. Acta Biol. Cracov, ser. Bot., 9, 1.— Feinbrun N. (1941). The Genus *Ornithogalum* in Palestine and neighbouring countrys. Palestine J. Bot., 2.— Gilbert G., J. Léonard. (1954). Importance des plantules pour la delimitation des genres. 8-me Congr. Intern. Bot. Paris, sect. 2, 4—6.— Halácsy E. von. (1906—1912). Conspectus Florae Graecae, Lipsiae.— Heldreich Th. (1890). Chlor. Parn., p. 27 (на греч. яз.). Irmisch T. (1850). Zur Morphologie der monokotylischen Knollen u. Zwiebelgewächse.—Léonard J. (1958). Intérét de l'étude des plantules en systématique. Natur. Belge, 39, 3.— Lubbock B. J. (1892). On seedlings, 1.2.— Lungeanu I. (1972). Contributions to the caryologic study of the genus *Ornithogalum*. Act. Bot. Horti Bucurest. (1970—1971).— Wright. (1964). The science of Smell. London.— Zahariadi C. (1962). Caractères morphologiques, anatomiques et biologiques dans la taxonomie dn genre *Ornithogalum*. Rev. Biol., 7. Bucarest, Roumanie.— Zahariadi C. (1965). Sous-genres et sections mésogéens du genre *Ornithogalum* et la valeur comparative de leurs caractères differentiels. Rev. Roum. Biol., 14.— Zaheriadi C. (1968). Taxonomie intuitive et taxonomie numérique dans la delimitation supraspecifique du genre *Allium* (fam. *Alliaceae*). Stud. si Çerçet. Biol., ser. bot., 20.— Zahariadi C. (1970). Validation of names of *Liliaceae*. Taxon, 19, 4.— Zahariadi C. (1975). Le sous-genre *Codonoprasum* en Grèce et en Roumanie. Biol. Gallo-Hellenica, 7, 1.— Zahariadi C., S. Petraşcu. (1968). Recherches preliminaires sur l'absorption de la lumière — caractère taxonomique chez le genre *Ornithogalum*. Stud. si Çerçet. Biol., ser. bot., 20.

Музей естественной истории Гуландриса,
г. Кифиссия, Греция.

Получено 13 VI 1976.

УДК 582.57 : 576.312.37 (571.6/.64)

В. Г. Гриф, Л. М. Кетриц, С. К. Черепанов

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ *TRILLIUM RHOMBIFOLIUM* КОМ. *(LILIACEAE)* ИЗ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

V. G. GRIF, L. M. KETRITZ, S. K. CZEREPANOV. KARYOSYSTEMATIC STUDIES OF *TRILLIUM RHOMBIFOLIUM* KOM. (*LILIACEAE*) FROM SOUTHERN PRIMORYE TERRITORY

Кариологическое и систематическое изучение *Trillium rhombifolium* Kom. из Южного Приморья позволяет считать его самостоятельным гибридогенным видом, характеризующимся рядом цитологических и морфологических признаков и особым ареалом. Сравнение кариотипа этого вида с кариотипами других азиатских видов рода *Trillium* позволило высказать предположение о его происхождении.

Род *Trillium* L. насчитывает около 50 видов, произрастающих в Северной Америке (около 40 видов) и в Восточной Азии (6 видов и 3 межвидовых гибрида) (Samejima J., K. Samejima, 1962; Freeman, 1975 и др.). Для территории Советского Союза приводятся 4 вида и 1 гибрид: *T. apetalon* Makino, *T. camschatcense* Ker-Gawl. (=*T. kamtschaticum* Pall. ex Pursh), *T. smallii* Maxim., *T. tschonoskii* Maxim. и *T.* x *hagae* Miyabe et Tatew. (*T. camschatcense*×*T. tschonoskii*). Описанный В. Л. Комаровым (1935) из Южного Приморья *T. rhombifolium* В. Н. Ворошилов (1966а, б) отнес в синонимы *T. camschatcense*.

Цитологическое изучение рода *Trillium* было начато в Японии (Gotoh, Stow, 1930; Haga, 1934, 1937 и др.). Благодаря большим и легко идентифицируемым хромосомам этот род цитотаксономически наиболее хорошо изучен. Большое значение для изучения кариотипов видов *Trillium* имел метод выявления гетерохроматиновых сегментов хромосом при охлаждении до 0°C растений или изолированных корней (Darlington, La Cour, 1938; Wilson, Boothroyd, 1941; Kurabayashi, 1948, 1952 и др.). Установлено, что расположение и размеры этих сегментов в каждой из хромосом данного вида достаточно постоянны и могут служить важным

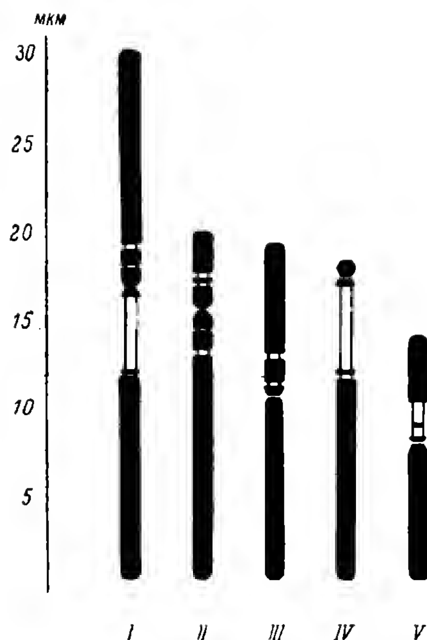


Рис. 1. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. с гетерохроматиновыми сегментами, выявленными предобработкой холодом.

дополнительным признаком при анализе кариотипов в роде *Trillium*. В настоящее время проведены кариотипический и геномный анализы не только всех японских видов и гибридов *Trillium*, но и многих их популяций (Haga, 1951, 1969, 1974; Haga, Kurabayashi, 1953, 1954; Kurabayashi, 1958; Watanabe, Kayano, 1971; Haga, Watanabe, Uchino, 1974a, б и др.).

Почти все виды *Trillium*, обитающие на советском Дальнем Востоке, встречаются и в Японии; поэтому они исследованы цитотаксономически для нашей страны только как виды, популяции же этих видов с территорий Советского Союза практически не изучены. Поэтому нами были собраны и исследованы растения *Trillium* с о-вов Сахалин и Кунашир, а также из Хасанского и Надеждинского р-нов Приморского края.

Объектом изучения были хромосомы клеток меристемы корней этих растений, выращенных в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР (Ленинград).

Корни фиксировали после предобработки холодом (72—96 ч при 0°) и в колхицине (0.5%-ный раствор колхицина в течение 3 ч). Фиксацию производили по Карнуа (6 : 3 : 1), затем корни окрашивали по Фёльгену. Препараты приготовлялись методом раздавливания с последующим

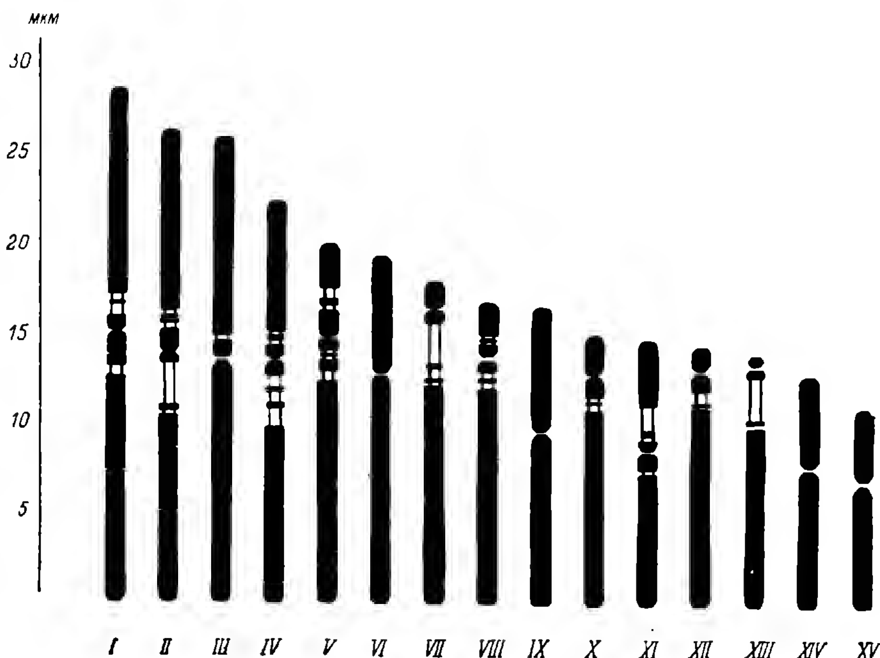


Рис. 2. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Trillium rhombifolium* Kom. с гетерохроматиновыми сегментами, выявленными предобработкой холодом.

их заключением в бальзам (перед этим от кончика корня отрезали и удаляли чехлик и инициальную зону меристемы). Таким образом, анализировали хромосомы собственно меристематической части корня около 1—1.5 мм длины. Измерения хромосом и гетерохроматиновых сегментов проводили на риоунках, полученных с помощью рисовального аппарата. Точность $p < 2.5\%$.

Анализ кариотипов популяций с о. Сахалина из окрестностей г. Южно-Сахалинска и с о. Кунашир показал, что по всем кариологическим признакам они относятся к виду *T. camschatcense* (2n=2x=10). Идиограмма хромосомиого набора популяции с о. Кунашир приведена в нашей статье (Гриф, Свешникова, 1975), а популяции с о. Сахалина — в данной работе (рис. 1). Сравнение идиограмм этих популяций показало небольшие различия в рисунке гетерохроматиновых сегментов некоторых хромосом, но эти различия не выходят за пределы межпопуляционной изменчивости хромосом *T. camschatcense* по этому признаку (Fukuda, Kozuka, 1958; Kurabayashi, 1957; Haga, 1969 и др.).

Анализ кариотипов растений *Trillium*, собранных в трех пунктах Приморского края, показал, что все они гексаплоиды (2n=6x=30), и, следовательно, по соматическому числу хромосом отличаются от *T. camschatcense*. Изучение растений из Приморского края (рис. 2; см. таблицу) показало, что все 15 пар хромосом отличаются друг от друга ио длине хромосом и их плечей, по центромерным индексам, размерам и расположению гетерохроматиновых сегментов. Все это позволяет считать, что в данном случае мы имеем дело с самостоятельным видом, ошибочно отне-

Параметры метафазных хромосом гаплоидных наборов *Trillium camschatcense* и *T. rhombifolium*

Параметры	№№ пар хромосом															Длина гаплоидного набора хромосом
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	
T. camschatcense																
Размер длинного плеча, мкм	16.5	15.2	10.3	17.0	7.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Размер короткого плеча, мкм	13.5	4.2	8.6	1.1	6.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Общая длина хромосомы, мкм	30.0	19.4	18.9	18.1	13.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100.2 мкм
Центромерный индекс (I^c)	45.0	22.0	46.0	6.0	44.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Относительная длина	29.9	19.4	18.9	18.1	13.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
T. rhombifolium																
Размер длинного плеча, мкм	14.8	13.9	13.4	13.4	15.1	12.8	16.5	13.8	9.6	12.8	8.6	13.1	13.4	7.8	7.0	
Размер короткого плеча, мкм	12.8	12.6	12.6	8.1	5.0	6.8	1.5	3.0	6.1	2.3	6.3	1.3	0.6	5.0	4.0	
Общая длина, мкм	27.6	26.5	25.9	21.4	20.1	19.6	18.0	16.8	15.7	15.1	14.8	14.4	14.0	12.8	11.0	273.7 мкм
Центромерный индекс (I^c)	46.5	47.7	48.5	37.6	25.0	34.9	8.2	17.6	38.9	15.4	42.2	9.1	4.1	39.2	36.2	
Относительная длина	10.1	9.7	9.5	7.8	7.3	7.2	6.6	6.1	5.7	5.5	5.4	5.3	5.1	4.7	4.0	

Примечание. Центромерный индекс (I^c) — отношение величины короткого плеча к длине всей хромосомы, выраженное в процентах.

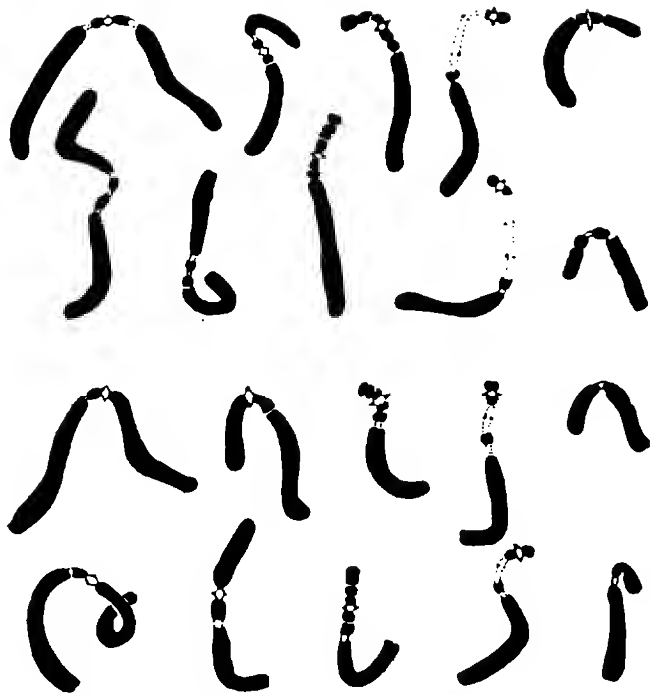


Рис. 3. *Trillium tschonoskii* Maxim. (4 x). Соматический набор метафазных хромосом (по Haga, 1956).

сенным В. Н. Ворошиловым к *T. camschatcense*, и что Комаров (1935) был прав, выделив растения из Южного Приморья в особый вид *T. rhombifolium*. Следует также отметить, что ранее число хромосом для этого вида 2n≈30 было определено А. П. Соколовской (1966).

Дальнейшее более детальное изучение кариотипа этого вида и сопоставление его с кариотипами других азиатских видов *Trillium* позволили ориентировочно установить его происхождение. Сравнение кариотипов *T. rhombifolium* и *T. camschatcense* показало, что в первом содержится четыре из пяти хромосом кариотипа *T. camschatcense*. Так, вторая (II) хромосома *T. rhombifolium* по всем признакам (размеры, центромерный индекс, расположение и величина гетерохроматиновых сегментов) идентична первой (I) хромосоме *T. camschatcense*. Пятая (V) хромосома *T. rhombifolium* очень сходна со второй (II) хромосомой *T. camschatcense*, седьмая (VII) — с четвертой (IV) и, наконец, одиннадцатая (XI) — с пятой (V). Что касается третьей (III) хромосомы *T. camschatcense*, то наблюдается сходство ее короткого плеча по величине и рисунку гетерохроматиновых сегментов с коротким плечом четвертой хромосомы *T. rhombifolium*; однако хромосомы различаются большими плечами. В этом случае вполне можно допустить наличие хромосомной перестройки, в результате которой третья хромосома камчатского типа получила новые характеристики и стала неузнаваемой. Таким образом, *T. rhombifolium* является гибридогенным видом, одним из родителей которого был *T. camschatcense* (геном K_1K_1, по Haga, 1937).

К сожалению, у нас нет возможности провести сравнительный анализ кариотипа *T. rhombifolium* и кариотипов других азиатских видов *Trillium* на основании собственных данных. Поэтому мы использовали литературные данные (Haga, 1956, 1974) анализа кариотипов, в частности, у *T. tschonoskii* (рис. 3). Сравнение кариотипов *T. rhombifolium* и *T. tschonoskii* позволяет допустить, что другим родителем первого вида был *T. tschonoskii* или, что более вероятно, его диплоидный предок. Основанием для такого вывода служит сходство хромосом: третьей (III) *T. rhombifolium* с первой (I) *T. tschonoskii*, восьмой (VIII) с третьей (III),

тринадцатой (XIII) с четвертой (IV) и пятнадцатой (XV) с пятой (V). Как при сравнении кариотипов *T. rhombifolium* и *T. camschatcense*, так и в этом случае не обнаружена хромосома, идентичная по своим параметрам второй хромосоме *T. tschonoskii*, хотя наиболее близкой к ней можно считать девятую хромосому *T. rhombifolium*. Таким образом, вторым видом, принявшим участие в образовании сложного гибридогенного вида *T. rhombifolium*, является один геном *T. tschonoskii*, вероятно, TT.

Сложнее обстоит дело с остальными хромосомами, составляющими кариотип *T. rhombifolium*, а именно, с хромосомами I, VI, X, XII и XIV. В двух из них (VI и XIV) при воздействии холодом не удалось выявить гетерохроматиновые сегменты. Вместе с тем известно, что среди азиатских представителей *Trillium* нет ни одного вида, в кариотипе которого содержались бы хромосомы, не имеющие четко выраженных гетерохроматиновых сегментов. Такие кариотипы известны только для некоторых американских видов, например *T. grandiflorum* (Maxim.) Salisb., *T. undulatum* Willd. и др. (Wilson, Boothroyd, 1941; Dyer, 1964 и др.).

Можно предположить участие в гибридизации одного из американских видов *Trillium*, но это мало вероятно; скорее следует допустить, что в образовании *T. rhombifolium* принимал участие еще один азиатский вид с неизвестным до сих пор геномом, часть хромосом которого не содержала гетерохроматиновых сегментов. Нельзя исключить и третью возможность, а именно, что *T. rhombifolium* возник как аллополиплоид от скрещивания *T. camschatcense* × *T. tschonoskii*, а затем вследствие географической изоляции и длительной эволюции некоторые хромосомы утратили гетерохроматиновые сегменты, другие же в результате перестроек так изменились, что потеряли сходство с хромосомами кариотипов исходных видов.

Из трех высказанных выше предположений о возможных путях возникновения вида *T. rhombifolium* нам кажется наиболее вероятным первое — об участии в его образовании третьего неизвестного (возможно, вымершего) азиатского вида *Trillium*, в кариотипе которого имелись хромосомы, не содержащие гетерохроматиновых сегментов. Генетическая связь с каким-либо из американских видов кажется менее вероятной, так как не обнаружено никаких следов подобного генома среди других азиатских видов *Trillium*, распространенных ближе к американскому материку. И, наконец, предположение о возникновении кариотипа *T. rhombifolium* из аллополиплоидного гибрида в результате хромосомных перестроек тоже мало вероятно, ибо трудно объяснить потерю больших гетерохроматиновых блоков сразу в нескольких хромосомах, поскольку остальные хромосомы практически не затронуты транслокациями (в кариотипе 4 хромосомы генома *T. camschatcense* и 4 — *T. tschonoskii*).

Следует отметить, что *T. rhombifolium* наиболее близок по своим цитологическим и морфологическим признакам к описанному из Японии (о. Хоккайдо) гибриду *T.* ×*hagae* (2n=6x=30) с геномным составом $K_1K_1K_2K_2TT$, т. е. к аллополиплоиду гибрида *T. camschatcense* × ×*T. tschonoskii* (рис. 4 — по Haga, 1956). Анализ кариотипа этого гибрида показал, что он состоит из 5 пар хромосом камчатского типа и из 5 типов хромосом *T. tschonoskii*, каждый из которых представлен 4 хромосомами, тогда как кариотип *T. rhombifolium* включает 15 хорошо различающихся пар хромосом.

Процесс возникновения гибрида *T.* ×*hagae* наблюдается и в настоящее время. Так, на о. Хоккайдо среди растений *T. camschatcense* и *T. tschonoskii* встречаются стерильные триплоиды *T.* ×*hagae* (2n=3x=15) и фертильные гексаплоиды *T.* ×*hagae* (2n=6x=30). Из этого ясно, что *T.* ×*hagae* не имеет своего ареала.

Результаты кариологического исследования *T. rhombifolium*, свидетельствующие о самостоятельности этого вида, побудили нас провести тщательное изучение гербарного материала по *T. rhombifolium* и *T. cam-*



Рис. 4. *Trillium*×*hagae* Miyabe et Tatew. (6 x). Соматический набор метафазных хромосом (по Haga, 1956).

schatcense, равно как и по другим азиатским видам рода *Trillium*, хранящегося в Гербарии Ботанического института АН СССР. Оказалось, что *T. rhombifolium* отличается от *T. camschatcense* не только кариологически, но совокупностью морфологических признаков и географическим распространением. Не может быть он отождествлен также ни с одним другим азиатским видом этого рода. Ниже мы приводим синонимику первых двух видов, их морфологические отличия и сведения об их ареалах.

Trillium rhombifolium Kom. 1935, Фл. СССР 4 : 748. — *T. obovatum* auct. non Pursh: Комаров, 1901, Тр. Петерб. бот. сада 20 (Фл. Маньчж. 1): 485; Nakai, 1911, Fl. Sylv. Korean. 2 : 240; Комаров и Клобукова-Алисова, 1931, Опред. раст. Дальневост. края 1: 385, p. p. — *T. camschatcense* auct. non Ker-Gawl., Ворошилов, 1966, Фл. советск. Дальн. Вост.: 126, p. p.; он же, 1966, в: Воробьев и др., Опред. раст. Примор. Приамур.: 124, p. p.

Листья неправильно-ромбически-округлые или неправильно-ромбически-широкоэллиптические, в верхней половине закругленные, вверху б. м. резко оттянутые в острую или заостренную треугольную верхушку, в нижней трети отчетливо закругленные, лишь у основания клиновидно-суженные или закругленно-клиновидные, с наибольшей шириной выше середины или посередине листовой пластинки, 11.5—17 см дл., со сред-

ней длиной 13.8 см, 11.5—17.5 см шир., со средней шириной 13.4 см, с отношением длины к ширине, равным 1.03. Наружные листочки околоцветника продолговатые или узкоэллиптические, на верхушке отчетливо оттянутые, острые, более широкие, чем у *T. camschatcense*; внутренние листочки околоцветника удлиненно-обратнояйцевидные, продолговато-обратнояйцевидные, реже продолговато-эллиптические или почти эллиптические, кверху обычно немного суженные, на верхушке островатые или тупые, нередко с очень коротким притупленным носиком, к основанию слегка суженные, с наибольшей шириной выше середины листочка. Завязь сплошь белая, без темно-малиновых пятен в основании рылец. Тычинки достигают основания рылец (короче пестика); пыльники 6.5—9 мм дл., тычиночные нити (3) 3.5—5 мм дл.

Распространение. Южная часть советского Приморья, Китай (юг провинции Хэйлунцян, провинция Гирин), север п-ова Корея.

Trillium camschatcense Ker-Gawl. 1805, Curtis's Bot. Mag. 22: sub tab. 855, in adnot.; Ворошилов, 1966, Фл. советск. Дальн. Вост.: 126, p. p.; он же, 1966, в: Воробьев и др., Опред. раст. Примор. Приамур.: 124, p. p. — *T. kamtschaticum* Pall. ex Pursh, 1814, Fl. Amer. Sept. 1: 246; Кнорринг, 1935, Фл. СССР 4: 473. — *T. pallasii* Hult. 1927, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 5, 1 (Fl. Kamtch. 1): 252. — *T. obovatum* auct. non Pursh : Ledeb. 1852, Fl. Ross. 4 : 121; Maxim. 1859, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Div. Sav. 9 (Prim. Fl. Amur.): 273; Комаров, 1927, Фл. Камч. 1 : 305; Комаров и Клобукова-Алисова, 1931, Опред. раст. Дальневост. края 1 : 385, p. p.

Листья неправильно-ромбически-широкояйцевидные, округло-яйцевидные или широкояйцевидные, в верхней половине обычно б. м. постепенно оттянутые в заостренную или острую широкотреугольную верхушку, в нижней трети закругленно-клиновидные или почти косо усеченные, с наибольшей шириной ниже середины листовой пластинки, 6.5—13.5 см дл., со средней длиной 9.2 см, 6—11.5 см шир., со средней шириной 8.1 см, с отношением длины к ширине, равным 1.14. Наружные листочки околоцветника ланцетные, продолговато-ланцетные или продолговатые, на верхушке острые или притупленные; внутренние листочки околоцветника удлиненно-яйцевидные, яйцевидные или широкоэллиптические, на верхушке тупые или тупоатые, к основанию закругленные, с наибольшей шириной ниже середины или посередине листочка. Завязь белая, в основании рылец с темно-малиновыми пятнами, сливающимися в почти сплошное кольцо. Тычинки значительно превышают верхушки рылец (длиннее пестика), пыльники (9) 10—14 мм дл., тычиночные нити 1.8—3.5 мм дл.

Распространение. Камчатка, Командорские о-ва (о. Медный), Курилы, Сахалин, Шантарские о-ва, низовье Амура, о. Хоккайдо, о. Хонсю (север).

T. rhombifolium надежно отграничивается от *T. camschatcense* оттянуто-заостренными на верхушке наружными листочками околоцветника, суженными к основанию внутренними листочками околоцветника с наибольшей шириной всегда выше середины листочка, более короткими пыльниками и тычиночными нитями. Однако по листьям эти виды не во всех случаях могут быть различены с полной достоверностью, несмотря на то что *T. rhombifolium*, как правило, имеет листья несколько иной формы и более крупных размеров. Нередко встречающиеся на Сахалине крупнолистные экземпляры *T. camschatcense* легко могут быть приняты без учета других признаков за *T. rhombifolium*. Следует также иметь в виду, что на юге Сахалина изредка встречается гибрид *T.×hagae* (*T. camschatcense×T. tschonoskii*), некоторые экземпляры которого габитуально очень сходны с видом из Южного Приморья. При определении сахалинских растений необходимо учитывать оба отмеченных обстоятельства.

В. Л. Комаров при описании *T. rhombifolium* указал, что этот вид отличается от *T. camschatcense* более толстым корневищем, более широкими

внутренними листочками околоцветника и более крупными листьями. По нашим данным, по первым двум признакам эти виды не различаются, а третий признак имеет лишь относительное значение при их определении. Очевидно, это и явилось причиной того, что В. Н. Ворошилов не признал видовую самостоятельность *T. rhombifolium*.

Хотя мы и отнесли растения из низовья Амура к *T. camschatcense*, но по некоторым признакам (слегка оттянутые на верхушке наружные листочки околоцветника и суженные к основанию внутренние листочки околоцветника у части экземпляров, крупные листья с б. м. внезапно оттянутой верхушкой) они напоминают *T. rhombifolium*. Необходимо их дальнейшее изучение на более обильном материале и особенно в природных условиях. Крайне желательно исследовать хромосомы этой популяции.

По-видимому, в настоящее время ареалы нижнеамурской популяции и *T. rhombifolium* не соприкасаются, а произрастание типичного *T. camschatcense* в рассматриваемом районе нуждается в подтверждении.

Ворошилов (1966а) указывает, что название *T. rhombifolium* Kom. является незаконным из-за существования более раннего омонима, обнародованного Рафинеску в 1840 г. Нам остался неизвестным первоисточник публикации этого омонима. Поэтому мы решили воздержаться от переименования комаровского вида в нашей статье.

На основании кариологического и систематического исследования *Trillium rhombifolium* Kom. следует считать самостоятельным гибридогенным видом, характеризующимся суммой цитологических и морфологических признаков и особым ареалом.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966а). Флора советского Дальнего Востока, 126—127.— Ворошилов В. Н. (1966б). В кн.: Д. П. Воробьев, В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. Определитель растений Приморья и Приамурья, 124.— Гриф В. Г., Л. И. Свешникова. (1975). Закономерности изменения линейных размеров хромосом растений при различной степени спирализации. Бот. ж., 60, 5 : 636—645.— Комаров В. Л. (1935). Флора СССР, 4 : 748—749.— Соколовская А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3 : 92—106.— Darlington C. D., L. La Cour. (1938). Differential reactivity of chromosomes. Ann. bot., n. s., 2, 7 : 615—625.— Dyer A. F. (1964). Heterochromatin in American and Japanese species of *Trillium*. III. Chiasma frequency and distribution and the effect on it of heterochromatin. Cytologia, 29, 3 : 263—279.— Freeman J. D. (1975). Revision of *Trillium* subgenus *Phyllantherum* (*Liliaceae*). Brittonia, 27, 1 : 1—62.— Fukuda I., Y. Kozuka. (1958). Evolution and variation in *Trillium*. V. A list of chromosome composition in natural population of *Trillium kamtschaticum* Pall. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. V, bot., 6 : 273—319.— Gotoh K., I. Stow. (1930). Karyologische Studien an *Paris* und *Trillium*. Jap. J. Genet., 5 : 114—117.— Haga T. (1934). The comparative morphology of the chromosome complement in the tribe Parideae. J. Fac. Sci., Hokkaido Imper. Univ., ser. V, 3, 1 : 1—32.— Haga T. (1937). Genom and polyploidy in the genus *Trillium*. I. Chromosome offinity between the genoms. Jap. J. Genet., 13, 3—4 : 135—145.— Haga T. (1951). Genom and polyploidy in the genus *Trillium*. III. Origin of the polyploid species. Cytologia, 16, 3 : 243—258.— Haga T. (1956). Genome and polyploidy in the genus *Trillium*. VI. Hybridisation and speciation by chromosome doubling in nature. Heredity, 10, 1 : 85—98.— Haga T. (1969). Structure and dynamics of natural populations of a diploid *Trillium*. Chromosom. Today, 2 : 207—217.— Haga T. (1974). Trilliums in Hokkaido. Cytogenetics of evolution and population of Japanese *Trillium*. A review. Kromosomo, 96—97 : 2974—2994.— Haga T., M. Kurabayashi. (1953). Genom and polyploidy in the genus *Trillium*. IV. Genom analysis by means of differential reaction of chromosome segments to low temperature. Cytologia, 18, 1 : 13—28.— Haga T., M. Kurabayashi. (1954). Genom and polyploidy in the genus *Trillium*. V. Chromosomal variation in natural population of *Trillium kamtschaticum*. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., ser. E, biol., 1, 4 : 159—185.— Haga T., H. Watanabe, H. Kanazawa. (1974a). Hybridization in natural population of Japanase *Trillium*. Jap. J. Genet., 49, 6 : 399—412.— Haga T., H. Watanabe, A. Uchino. (1974б). Chromosomal polymorphism in the SIJ genome complex of polyploid Trilliums. Jap. J. Genet., 49, 6 : 413—424.— Kurabayashi M. (1948). Effect of temperature upon the differential reaction of chromosomes. Teion-Kagaku (Low Temperature Sci.), 4 : 97—103.— Kurabayashi M. (1952). Differential reactivity of chromosomes in *Trillium*. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. V, 6 : 233—248.— Kuraba-

y a s h i M. (1957). Evolution and variation in *Trillium*. IV. Chromosomal variation in natural populations of *Trillium kamtschaticum* Pall. Jap. J. Bot., 16, 1 : 1—45.— K u r a b a y a s h i M. (1958). Evolution and variation in Japanese species of *Trillium*. Evolution, 12, 3 : 286—310.— S a m e j i m a J., K. S a m e j i m a. (1962). Studies on the eastern asiatic *Trillium* (*Liliaceae*). Acta Horti Gotoburgensis, XXV : 157—259.— W a t a n a b e H., H. K a y a n o. (1971). Karyotype analysis of natural populations of *Trillium tschonoskii*. Jap. J. Genet., 46, 4 : 231—234.— W i l s o n G. B., E. R. B o o t h r o y d. (1941). Studies in differential reactivity. I. The rate and degree of differentiation in the somatic chromosomes of *Trillium erectum* L. Canad. J. Res., ser. C, 19, 10 : 400—412.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 III 1977.

УДК 581.331.2 (582.628.2)

С. О. Гусейнова

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ У ЛАПИНЫ *PTEROCARYA PTEROCARPA* (MICHX.) KUNTH (*JUGLANDACEAE*)

S. O. G U S E I N O V A. MICROSPOROGENESIS IN WING-NUT *PTEROCARYA PTEROCARPA* (MICHX.) KUNTH (*JUGLANDACEAE*).

Мужские сережки лапины *Pterocarya pterocarpa* — реликтового древесного растения третичной флоры Азербайджана — проходят 2 этапа развития: 1) формирование микроспор (июль—март), 2) окончательное созревание и рост (март—апрель). Во время мейоза в пыльниках отмечены выбросы хромосом и неправильный цитокинез. Тип образования тетрад симультанный. При нормальном мейозе, но последующем неправильном заложении перегородок (или полном отсутствии цитокинеза) образуются многоядерные или ди-, три- и тетраплоидные пыльцевые зерна, размеры которых в 2—3 раза больше обычных. Основная масса пыльцы развивается нормально. Зрелая пыльца трехклеточная, хорошо выполнена, 26—32 мкм в диаметре.

Сем. *Juglandaceae*, включающее 8 родов и более 80 видов (Ильинская, 1953), относится к числу малоизученных в эмбриологическом отношении.

Эмбриологические работы имеются только по двум, хозяйственно наиболее ценным родам — *Juglans* L. и *Carya* Nutt. (Karsten, 1902; Навашин, Финн, 1912; Robyns, 1941; Литвак, 1971; Литвак, Лисник, 1971, и др.). Остальные роды, в том числе *Pterocarya* Kunth, в этом отношении почти не изучены. Между тем исследование эмбриологии ореховых, и в особенности его реликтовых представителей, может дать новые сведения о происхождении и эволюции покрытосеменных.

Нами проведено цитоэмбриологическое исследование лапины крылоплодной *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth — реликтового древесного растения третичной флоры Азербайджана, произрастающего в Закатальском и Ленкоранском районах. На Кавказе этот вид распространен и в некоторых районах Грузии. Остальные 9 видов рода произрастают в юго-восточной Азии.

В нашей статье приводятся данные по микроспорогенезу этого вида, а также по морфологии и жизнеспособности пыльцы.

В литературе имеются некоторые сведения о микроспорогенезе, развитии мужского гаметофита и морфологии пыльцы отдельных представителей сем. ореховых (Навашин, 1897; Woodworth, 1930; Wodehause, 1936; Куприянова, Радзевич, 1953; Эрдтман, 1956; Stachurska, 1959; Serbănescu-Jitarin, 1962; Кавецкая, 1964).

Л. А. Куприянова и Н. Д. Радзевич (1953) исследовали морфологию пыльцы всех 10 видов рода *Pterocarya*, в том числе и лапины крылоплодной. В остальных работах или совсем нет сведений о лапине, или же имеются отрывочные данные.

Лапина крылоплодная является однодомным растением с раздельно-

полыми цветками, собранными в мужские и женские соцветия, которые морфологически хорошо различаются. В каждом соцветии по 60—70 цветков, распускающихся акропетально.

Нами изучено развитие мужских сережек лапины со времени заложения бугорков цветков до образования в тычинках зрелой пыльцы. Эмбриологический материал собирался в Закатальском районе Азербайджанской ССР зимой и весной 1969 г. Проводились темпоральные фиксации в жидкости Карнуа. Обезвоженный и парафинированный материал резался на микротоме, толщина срезов 12—16 мкм. Постоянные препараты окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну, в некоторых случаях с подкраской светлым зеленым. Пыльцу лапины исследовали в ацетокармине и карболфуксине по методу Л. А. Смольяниновой и В. Ф. Голубковой (1950), а для определения ее жизнеспособности проращивали в растворах сахарозы в концентрации 5, 10, 15, 20, 25, 30 и 35%.

Препараты исследовались под микроскопом МБИ-3, рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-4.

Мужские сережки лапины крылоплодной закладываются летом (в июле) в год, предшествующий цветению (Ильинская, 1953). К марту следующего года они достигают всего 1.5—2 см длины. В последующие 3—4 недели рост их усиливается и они удлиняются в несколько раз. В зрелом состоянии (середина—конец апреля) мужские сережки имеют длину 10—12 см.

Исследование показало, что при относительно медленном росте в осенние и зимние месяцы именно в этот период в цветках лапины крылоплодной происходит образование мужского гаметофита.

Бугорки тычинок закладываются осенью. Всего в цветке их от 9 до 14; тычиночные нити очень короткие, пыльники почти сидячие, тетраспорангиатные, иногда с зонтиковидными волосками на поверхности эпидермы. Обычно такими волосками покрыты зимующие почки лапины (как листовые, так и цветочные).

Стенка молодого пыльника пятислойная. Клетки среднего слоя ассимилируются развивающимися фиброзным и тапетальным слоями и исчезают довольно рано.

Тапетум секреторного типа, клетки его крупные, одноядерные на ранних стадиях развития и 2—3-ядерные во время мейоза и позже. На стадии одно- и двуклеточной пыльцы клетки тапетума начинают разрушаться и постепенно исчезают.

Материнские клетки микроспор первоначально таблитчатые, крупные, плотно прилегают друг к другу, имеют густую цитоплазму, крупное ядро с одним ядрышком. По мере развития они округляются или становятся овальными, несколько отходят друг от друга. Картины мейоза и образования пыльцевого зерна представлены на рисунке (*I*, *а—р*).

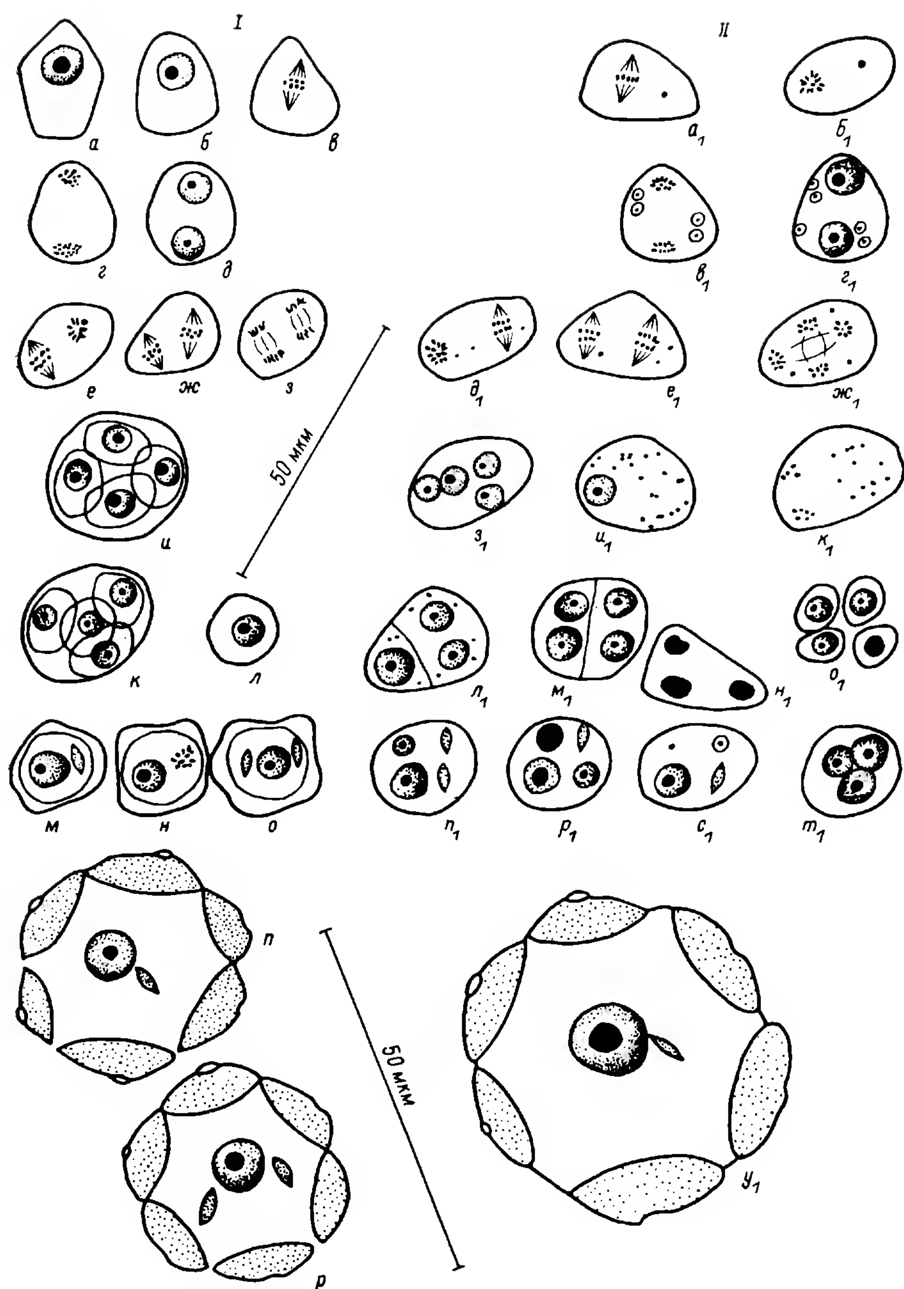
Мейоз в микроспороцитах протекает по симультанному типу, почти синхронно в пределах гнезда и пыльника (*I*, *е—з*).

В связи с акропетальным развитием цветков в пределах соцветия лапины одновременно можно обнаружить разные стадии развития пыльцы — от материнских клеток микроспор в верхних цветках до зрелых пыльцевых зерен в нижних. Разные стадии развития пыльцы у лапины крылоплодной наблюдаются в течение нескольких месяцев — с начала зимы до середины весны.

Мейоз в общем протекает нормально (*I*, *а—р*), и в зрелых пыльниках образуется много хорошо выполненных фертильных пыльцевых зерен. Однако встречаются и отклонения в развитии пыльцы, снижающие процент ее фертильности. В основном эти отклонения имеют место при II делении мейоза.

Мы встречали чаще всего 2 типа отклонений в мейозе — выбросы одной или нескольких хромосом за пределы метафазных пластинок (рисунок, *II*, $а_1$, $д_1$, $и_1$, $к_1$) и неправильное заложение клеточных перегородок или даже отсутствие цитокинеза после мейоза (*II*, $з_1$, $л_1$, $м_1$).

Элиминация хромосом приводит к образованию микроядер, а нарушения в образовании клеточных перегородок — к многоядерности пыльцы.



Микроспорогенез у *Pterocarya pterocarpa* (январь—март 1969 г.).

I — нормальное развитие: *а* — археспориальная клетка, *б* — материнская клетка микроспор; *в—д* — I деление мейоза; *е—и* — II деление мейоза; *к* — тетрада микроспор; *л* — одноклеточное пыльцевое зерно; *м* — двуклеточное пыльцевое зерно, начало формирования экзины; *н* — деление ядра генеративной клетки; *о* — трехклеточное пыльцевое зерно; *п*, *р* — пыльцевые зерна (окраска ацетокармином).

II — отклонения: $а_1$, $б_1$ — выбросы хромосом в метафазе I; $в_1$, $г_1$ — конец I деления мейоза, микроядра; $д_1$, $е_1$, $ж_1$ — выбросы хромосом при II делении мейоза; $з_1$, $и_1$, $к_1$ — отсутствие перегородок после II деления мейоза; $л_1$, $м_1$, $н_1$ — нарушения цитокинеза; $о_1$ — дегенерация одной из микроспор тетрады; $п_1$ — пыльцевое зерно с двумя вегетативными и двумя генеративными клетками; $р_1$, $с_1$, $т_1$ — многоядерные пыльцевые зерна; $у_1$ — полиплоидное пыльцевое зерно (окраска ацетокармином).

Нарушения в заложении перегородок могут происходить и после нормального мейоза. При отсутствии цитокинеза все 4 ядра остаются вместе и образуют 4-ядерное пыльцевое зерно или же возникают гигантские пыльцевые зерна с тетраплоидным, вероятно, реституционным ядром (*II*, *у*$_1$). При заложении одной перегородки во время мейоза 4 ядра распределяются по два в каждой клетке или же по одному и по трем.

Неправильный цитокинез после нормального мейоза в некоторых случаях не приводит к летальному исходу, и образуется полиплоидная пыльца (ди-, три-, тетраплоидная).

В общей массе зрелых пыльцевых зерен обычного размера встречаются крупные ди- и триплоидные, а также гигантские тетраплоидные. Число полиплоидных пыльцевых зерен составляло 4.3% от их общего количества.

Как уже отмечено выше, в большинстве случаев наблюдается нормальный мейоз. В диакинезе удалось подсчитать 16 бивалентов, что согласуется с литературными данными о числе хромосом у лапины крылоплодной (2n=32 — Woodworth, 1930).

При нормальном развитии материнских клеток микроспор в ходе симультанного микроспорогенеза одновременно закладываются 2 перегородки, в результате чего возникают 4 микроспоры. Вначале они находятся в общей оболочке. Расположение их обычно тетраэдрическое, очень редко изобилатеральное или же крест—накрест.

В тетраде микроспоры остаются недолго, оболочка материнской клетки вскоре разрывается и они освобождаются. Микроспора округлая или овальная, имеет густую цитоплазму; ядро крупное с ядрышком, расположено в центре клетки.

В результате прорастания микроспоры образуется двуклеточное пыльцевое зерно. К этому же времени относится и формирование экзины. Генеративная клетка лапины крылоплодной линзовидная.

Поведение генеративной клетки описано у немногих представителей сем. *Juglandaceae* (Навашин, 1897; Кавецкая, 1964). Эти авторы указывают, что деление данной клетки и образование спермиев у *Juglans nigra* и *J. regia* происходят в пыльцевом зерне. С. Г. Навашин подробно описал дальнейшее поведение спермиев. Он отметил, что в пыльцевом зерне спермии у этих видов находятся в единой оболочке; в таком состоянии они продвигаются по пыльцевой трубке, проникают в зародышевый мешок и освобождаются от общей оболочки только перед оплодотворением. Подобное поведение генеративной клетки Навашин считает примитивным и видит в этом связь мужского гаметофита *Juglans* с гомологичным образованием у некоторых голосеменных. При исследовании спермиогенеза у грецкого ореха А. А. Кавецкая наблюдала два самостоятельных спермия.

У лапины крылоплодной мы также наблюдали деление генеративной клетки в пыльцевом зерне. Два спермия, образовавшиеся в результате этого деления, имели каждый свою оболочку; через некоторое время они расходились, занимая положение по обеим сторонам ядра вегетативной клетки (см. рисунок, *I*, *н*, *о*).

Обычно деление генеративной клетки происходит в пыльцевом зерне с окончательно сформированной экзиной и очень редко — в пыльцевых зернах, у которых формирование скульптуры экзины еще не началось.

Таким образом, зрелый мужской гаметофит лапины крылоплодной трехклеточного типа.

Цветение лапины происходит весной (в апреле—мае). Зрелые сережки интенсивно пылят. Пыльца желтая, обильная.

Согласно данным Куприяновой и Радзевич (1953), пыльцевые зерна *P. pterocarpa* 27—32.7 мкм в экваториальном диаметре и 25.2—28.8 мкм в меридиональном; это близко к нашим данным (соответственно 27.2—32.8 и 26.1—28.6). В экзине имеется 5—7, чаще 6 пор; они овальные или округлые; по данным Куприяновой и Радзевич, 3.5—4.5 мкм длины и 4 мкм ширины. Экзина 1.5 мкм толщиной со слабо выступающей мелкой сетчатой скульптурой.

Вследствие значительной плотности экзины ацетокармин медленно окрашивает пыльцевые зерна (даже при подогревании). Ядра вегетативной и генеративной клеток слабо выявляются только через 3—4 час. пребывания в ацетокармине. Значительно лучших результатов можно добиться при приготовлении препаратов из пыльцы, находившейся в растворе ацетокармина в течение суток. После подогревания препарата края покровных стекол необходимо залить парафином. Препарат исследуется через 1—2 дня. Окрашенные таким образом пыльцевые зерна имеют розовую плазму, темную генеративную клетку с хорошо различимой структурой, достаточно ясно видное ядро сифоногенной клетки и совершенно прозрачную экзину. В пыльцевых зернах наблюдаются бесцветные включения, видимо, крахмальные зерна.

Фертильность пыльцевых зерен лапины крылоплодной (окрашивающихся ацетокармином) равнялась 89%.

В растворах сахарозы низких концентраций (5, 10, 15%) пыльцевые зерна лапины не прорастали, хотя и заметно набухали; при более высоких концентрациях (20, 25, 30, 35%) пыльца лапины прорастала очень слабо. Максимальный процент прорастания наблюдался в 35% растворе, где пыльцевые трубки образовались у 5.6% зерен.

Возможно, что слабое прорастание пыльцы лапины вызвано неудачно выбранной средой. Хорошее завязывание семян при самоопылении дает возможность предполагать высокую жизнеспособность пыльцы этого вида.

Таким образом, микроскопическое изучение мужских сережек лапины крылоплодной показало следующее.

Мужские сережки в своем развитии проходят 2 этапа: I — формирование пыльцевых зерен (с июля до марта). За это время сережки достигают в длину 1.5—2 см, все части цветка уже сформированы и пыльца в пыльниках почти зрелая; II — окончательное формирование и рост сережек (март—апрель). Длина их достигает 10—12 см; происходят некоторое увеличение размеров пыльцевых зерен, а также формирование их экзины.

Стенка молодого пыльника лапины крылоплодной пятислойная. Клетки среднего слоя ассимилируются развивающимися фиброзным и тапетальным и исчезают довольно рано. Тапетум секреторного типа.

Во время мейоза в пыльниках отмечены выбросы хромосом, неправильный цитокинез или его полное отсутствие.

При нормальном мейозе, но неправильном заложении перегородок (или полном отсутствии цитокинеза) образуются многоядерные или же ди-, три- и тетраплоидные пыльцевые зерна. Размеры полиплоидных пыльцевых зерен в 2—3 раза больше обычных. В общем число нарушений в развитии пыльцы лапины крылоплодной составляет приблизительно 7—8%.

Основная масса пыльцы развивается нормально. Зрелая пыльца трехклеточная, хорошо выполнена, высокожизнеспособная.

ЛИТЕРАТУРА

Ильинская И. А. (1953). Монография рода *Pterocarya* Kunth. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 10.— Кавецкая А. А. (1964). Развитие мужского гаметофита ореха грецкого (*Juglans regia* L.). Укр. бот. ж., 21, 1.— Куприянова Л. А., Н. Д. Радзевич. (1953). О пыльце рода *Pterocarya* Kunth. В кн.: И. А. Ильинская. Монография рода *Pterocarya* Kunth.— Литвак А. И. (1971). Эмбриологическое исследование молдавских форм грецкого ореха. Матер. V Всес. совещ. по эмбриол. растений. Кишинев.— Литвак А. И., М. А. Лисник. (1971). К эмбриологии двух видов *Juglans*. Матер. V Всес. совещ. по эмбриол. растений. Кишинев.— (Навашин С. Г.) Nawaschin S. G. (1897). Über die Befruchtung bei *Juglans regia* und *J. nigra*. Traw. Soc. Imp. nat. St. Peterb., 28.— (Навашин С. Г., В. В. Финн) Nawaschin S. G., W. W. Finn. (1912). Zur Entwicklungsgeschichte der Chalasogamen *Juglans nigra* und *J. regia*. Memor. Soc. nat., Kiev, 22 : 1—85.— Смольянинова Л. А., В. Ф. Голубкова. (1950). К методике исследования пыльцы. ДАН СССР, XXV, I.— Эрдтман Г. (1956). Морфология пыльцы и систематика растений.— Karsten G. (1902). Ueber die Entwicklung der weiblichen Blüten

einigen Juglandacean. Flora oder allgem. bot. Ztg., XC.— R o b y n s W. (1941). Sur un nouveau cas de polyembryonie dans le *Juglans nigra* L. Bull. Soc. Roy. bot. Belg., 74 : 167—172.— S e r b ä n e s c u - J i t a r i n G. (1962). Contributie la cunoasterea structurii morphologica a microsporilor unor representanti din familie *Juglandaceae.* Annal. Univ. Bucharesti, Seria Stiintele nature, Biol., 33, Anul XI.— S t a c h u r s k a A. (1959). Morphologia pulku *Pterocarya hupehensis.* Skan. Acta Soc. Bot. Poloniae, XXVIII, 2.— W o d e h a u s e. (1936). Pollen grains.— W o o d w o r t h R. H. (1930). Meiosis of microsporogenesis in the *Juglandaceae.* Amer. J. Bot., 17, 9.

Институт ботаники
АН Азерб.ССР,
г. Баку.

Получено 3 III 1975.

В. П. Кириллова

УДК 582.738 : 581.14

О БОЛЬШОМ ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ЧИНЫ ЛУГОВОЙ (*LATHYRUS PRATENSIS* L.)

V. P. KIRILLOVA. ON THE LARGE LIFE CYCLE OF *LATHYRUS PRATENSIS* L.

Рассматривается развитие особей чины луговой от прорастания семени до старения растений в условиях культуры на Карельском перешейке Ленинградской области. Выделены периоды развития и возрастные состояния чины луговой по таким биоморфологическим признакам, как структура куста, число побегов и степень развития репродуктивных органов особи. Дана характеристика растений каждого возрастного состояния и указан их абсолютный возраст.

Для познания закономерностей сложения, продуктивности и динамики растительных сообществ необходимо изучение возрастного состава популяций видов, слагающих фитоценоз. Исследования большого жизненного цикла растений в посевах позволяют выделить биоморфологические признаки, свойственные разным возрастным состояниям особей, и таким образом облегчить их изучение в естественных фитоценозах. На необходимость параллельного изучения развития растений в растительных сообществах и в специальных посевах в питомнике указывали еще А. П. Шенников (1921, 1939, 1963) и В. Н. Сукачев (1925, 1957).

К настоящему времени изучен большой жизненный цикл многих травянистых растений разных жизненных форм. Некоторые итоги этих работ подведены в книге «Ценопопуляции растений» (1976).

В настоящей статье рассматривается большой жизненный цикл чины луговой (*Lathyrus pratensis* L.).

Чина луговая встречается на пойменных и суходольных лугах почти всюду в лесной зоне (за исключением Дальнего Востока) и заходит далеко на север. Кроме того, она произрастает в лесостепи, в горных районах Средней Азии и на Кавказе (преимущественно в лесном поясе). В степной зоне растет только по пойменным лугам и в глубоких западинах. Длительность жизни ее точно не установлена. Считается, что в благоприятных условиях (в культуре) она может давать хороший урожай до 12-летнего возраста (Ларин и др., 1951).

Т. И. Серебрякова (1956) обстоятельно изучила процесс развития побегов чины луговой от заложения почки до отмирания побега и ритм сезонного развития на заливных лугах средней Оки. Согласно этим данным, чина луговая — длиннокорневищное растение с симподиальной системой побегов. В течение годв образуются 2 генерации монокарпических побегов: 1) моноциклические, летние («августовские»), которые развиваются в августе из подземных почек на корневищах обычно на второй (третий) год существования почки, единично цветут в сентябре, а в октябре плодоносят; постепенно к середине зимы эти побеги отмирают; 2) озимые, развивающиеся из более слабых почек осенью и зимующие с несколькими зелеными листьями; время максимального развития этих побегов падает

на конец июня—начало июля следующего года, к концу августа все побеги этой генерации отмирают.

Так же протекает малый цикл развития чины луговой в питомнике и в травостое мелкозлаково-разнотравного суходольного луга на севере Ленинградской обл. (Кириллова, 1973).

В. Н. Егорова (1963, 1964) описала особенности ритма сезонного побегообразования чины луговой в зависимости от высоты срезания и при внесении минеральных удобрений (РК) в условиях поймы средней Оки, а также изучила ее семенное размножение: семенную продуктивность, урожай семян с единицы площади, запас семян в почве.

М. А. Гуленковой исследован онтогенез нескольких видов рода *Lathyrus*: *L. niger* Berhn. (*Orobus niger* L.) (Борисова-Гуленкова, 1961), *L. vernus* Berhn. (Гуленкова, 1968а), *L. pisiformis* L. (1968б), *L. pannonicus* Garcke (1974).[1] Работ по онтогенезу чины луговой нет, а среди изученных видов чины нет длиннокорневищных.

Исследование большого жизненного цикла чины луговой проведено на научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР «Отрадное» (Приозерский р-н Ленинградской обл.).

Почва питомника трав дерново-слабоподзолистая супесчаная, подстилаемая на глубине 60 см ленточными глинами (pH водный 5.6, pH солевой 4.5, общий азот — 0.04—0.10%, общий гумус с глубиной уменьшается от 2.4 до 1.4%, P_2O_5 по Кирсанову — 10 мг/100 г почвы, K_2O — 10—15 мг/100 г почвы). Подробно почва питомника трав описана А. В. Барановской (1963).

Скарифицированные семена чины луговой высевали в грунт в ноябре, с тем чтобы всходы появились весной следующего года. В первой декаде июня молодые растения высаживали на делянки на расстояние 30×30см. Растения во все годы наблюдений не скашивали. Посев чины луговой в питомнике повторяли трижды — в 1967, 1969 и 1973 гг., — что дало возможность уточнить некоторые детали онтогенеза и проследить за развитием растений при разных погодных условиях.

Во все годы наблюдений (1968—1976 гг.) растения выкапывали в 15—25-кратной повторности (генеративные растения — в 15-кратной) в основные фенологические фазы для изучения хода роста надземных и подземных побегов и корней; определяли абсолютно сухой вес растений. В эти же сроки растения брались в гербарий.

Изучение онтогенеза особей чины луговой дало возможность выделить периоды и возрастные состояния ее развития. В основу разделения нами положены изменения структуры ее надземных и подземных органов.

Выделялись периоды онтогенеза чины луговой и внутри них возрастные состояния с учетом ранее предложенной схемы развития жизненного цикла многолетних травянистых растений Т. А. Работнова (1950) и работы О. В. Смирновой и Н. А. Тороповой (1974) по изучению развития особей некоторых длиннокорневищных растений.

I. Прегенеративный (виргинильный) период

К этому периоду относятся особи, не достигшие половозрелого состояния: всходы (проростки), ювенильные, имматурные (молодые вегетативные) и взрослые вегетативные растения.

При делении на эти возрастные состояния (особенно всходы и ювенильные растения) исследователи часто сталкиваются с затруднениями. Обычно считают, что всходы — только что развившиеся из семян растения, которые наряду с самостоятельным питанием используют питательные вещества семядолей; для ювенильных растений характерно самостоятельное питание, т. е. потеря связи с материнским семенем и отсутствие семядолей (Серебряков, 1952; Ценопопуляции растений, 1976; и мн. др.).

---

[1] Латинские названия растений даны по «Флоре средней полосы Европейской части СССР» (Маевский, 1964).

Период	Возрастные состояния растений	Продолжительность периода	Абсолютный возраст	Максимальная высота побегов особи, см ($M \pm m$)	Число		
					пар стеблевых листьев на побеге	ассимилирующих побегов в материнском кусте	парциальных кустов в особи
Прегенеративный	Всходы	15 дней	15 дней	3.4 ± 0.17	1—2	1	Нет
	Ювенильные	10—15 дней	25—30 дней	4.2 ± 0.2	3—5	1	»
	Имматурные	3—3.5 мес.	3.5—4 мес.	6.8 ± 0.48	до 12	2—3	»
	Взрослые вегетативные	9 мес.—1 год	1.5—2 года	9.5 ± 0.65	до 17	до 5	»
Генеративный	Молодые генеративные	1—2 года	2—3 года	15.0 ± 1.16	до 17	5—6 озимых, до 12 летних, до 16 озимых **	1—2
	Средневозрастно-генеративные	3 года	3—6 лет	34.1 ± 3.01	до 18	Нет	3—17
	Старые генеративные	—	7 лет	18.7 *	—	»	до 20
Постгенеративный	Сенильные	—	7 лет	—	—	»	—

* Значение $\pm m$ не высчитано из-за малого количества образцов.
** Данные для более взрослых генеративных особей.

Очень четко провести границу между состоянием «всходы» и «ювенильные растения» удается только у растений, которые при прорастании выносят семядоли на поверхность почвы в виде семядольных листьев, например виды рода *Trifolium*. В этом случае с момента отмирания семядольных листьев и развития нормальных тройчатых листьев растение считают ювенильным (Донскова, 1968).

Особенно затруднительно выделить эти этапы онтогенеза у растений, у которых при прорастании семядоли остаются в земле и длительное время не теряют связь с молодой особью. Это, например, чина луговая, семядоли которой не выносятся на поверхность почвы.

Всходы. К всходам мы относим молодые, только что развившиеся из семян растения чины луговой с наличием органов, заложенных в семени: короткого первичного корня (2—4 см длиной с небольшим количеством корней II порядка), семядолей, которые остаются в почве, и побега, состоящего из удлиненного эпикотиля, 1—2 трехраздельных чешуевидных листьев и 1—2 сложных однопарных листьев с ланцетными мелкими прилистниками и усиком в виде короткого шиловидного отростка (0.1 см). На побегах листья развиваются поочередно. Биометрические показатели некоторых признаков возрастных состояний особей посева 1969 г. приведены в таблице.

Длина побега вместе с эпикотилем колеблется от 2 до 5 см. Корневая система всходов слабая; листовые пластинки мелкие, поэтому их питание не только самостоятельное, но идет и за счет питательных веществ семядолей. При поздноосеннем посеве скарифицированными семенами всходы появляются в середине мая. Это возрастное состояние продолжается примерно 15 дней.

Ювенильные растения. Это молодые вегетативные особи чины луговой, состоящие из надземного побега с 3—5 также однопарными очередными листьями, без боковых побегов (рис. 1, *1*). Молодые листья имеют более длинные усики.

(*Lathyrus pratensis* L.), произрастающей в условиях питомника

	Длина корневищ (средняя на 1 парциальный куст, см)			Абсолютно сухой вес, г		
					живой подземной массы	
генеративных побегов, % от общего числа побегов	растущих ($M \pm m$)	2-го года жизни ($M \pm m$)	3—6-летних ($M \pm m$)	живой надземной массы	корневой	корневищ
Нет	Нет	Нет	Нет	0.0022±0.0006	0.0008±0.00009	Нет
»	»	»	»	0.0062±0.0004	0.0028±0.00008	»
»	»	»	»	0.032±0.057	0.011±0.0016	»
»	4.8±0.52	»	»	0.17±0.039	0.16±0.046	0.17±0.056
Озимые — 10—20%,	43.4±12.1	30.6±10.5	»	0.32±0.044	0.52±0.08	0.57±0.19
летние — 3—5%				1.96±0.404 **	1.32±0.18 **	1.35± ±0.39 **
озимые — 20—40% ** летние — 3—6%	65.6±12.2	38.2±11.2	29.6±1.42	6.52±2.86	—	4.1±1.3
озимые — 3—5%	5.2 *	46.5 *	52.1 *	—	—	—
—	2.8 *	8.4 *	25.6 *	—	—	—

Корневая система развита сильнее, чем у всходов: главный корень (I порядка) длиной от 3 до 6.5 см, обильны (от 6 до 15) корни II порядка, единично есть корни III порядка и корни на эпикотиле. Сохраняется связь с семядолями. По-видимому, у растений преобладает собственное питание, но еще используются питательные вещества семядолей, так как они плотные и крахмалистые.

Продолжительность этого возрастного состояния у растений — 10—13 дней.

Имматурные растения. У чины луговой этого возрастного состояния, так же как у большинства травянистых растений (Ценопопуляции растений, 1976), формируется первичный куст: продолжает расти главный побег и развиваются боковые побеги из пазух стеблевых листьев и из почек на эпикотиле (рис. 1, *2*). Растения достигают высоты в среднем 6—7 см, хорошо облиственны. Листья остаются однопарными и очередными, но увеличиваются в размерах.

Корневая система уже достаточно хорошо развита: длина стержневого корня достигает 17 см, развивается до 40 корней II порядка и так же много корней III порядка. Изредка семя сохраняет связь с растением до конца этого возрастного состояния.

Вес надземной массы примерно в 3 раза больше веса подземной (см. таблицу). В питомнике такими растения чины луговой остаются до середины сентября. Длительность этого возрастного состояния 3—3.5 мес. Растения по своей структуре еще не похожи на взрослые особи.

Взрослые вегетативные растения. У растений этой возрастной группы, как и у других длиннокорневищных растений (Смирнова, Торопова, 1974), развиваются на эпикотиле плагиотропные подземные побеги, или геогенные корневища (Серебряков, Серебрякова, 1965). Они светлые, хрупкие и сочные, некоторые уже в конце сентября первого года жизни вырастают до 20—25 см длины.

Особи взрослого вегетативного растения состоят из хорошо развитого первичного куста (в среднем по 5 побегов) и корневищ (рис. 1, *3—4*;

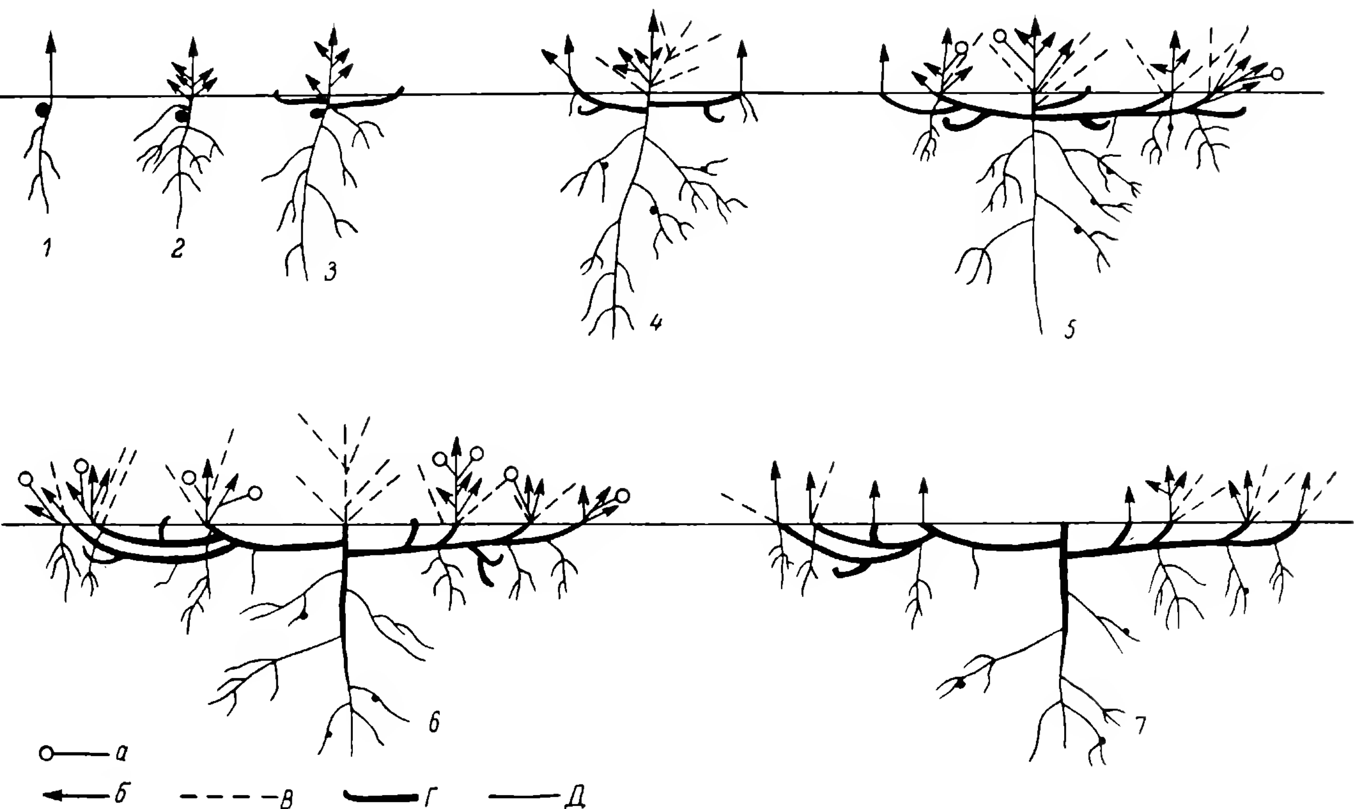


Рис. 1. Схема онтогенетического развития чины луговой.

Растения: *1* — всходы и ювенильные, *2* — имматурные, *3—4* — взрослые вегетативные, *5* — молодые генеративные, *6* — средневозрастные генеративные, *7* — сенильные. Побеги: *а* — генеративные, *б* — вегетативные, *в* — мертвые, *г* — корневища, *д* — корни.



Рис. 2. Взрослое вегетативное растение чины луговой.

а — первичный куст; *б* — парциальный побег; *в* — стержневой корень; *г* — корни.

рис. 2). Из верхушечных почек 2—5 корневищ развивается по одному летнему или озимому побегу (парциальные побеги) и особи смыкаются. В начале июля развивается до 30 побегов на 1 м².

Это возрастное состояние у растений чины в питомнике начинается с сентября первого года жизни и продолжается до августа следующего года, т. е. до развития генеративных побегов, а некоторые особи пребывают в этом состоянии еще год. Растениям этой возрастной группы 1—1.5, реже 2 года.

II. Генеративный период

Этот период характеризуется способностью растений цвести и плодоносить, но степень развития репродуктивных органов, побего- и корнеобразования особей с возрастом изменяется, поэтому его принято подразделять на 3 возрастных состояния: молодые генеративные, средневозрастные генеративные и старые генеративные растения.

Молодые генеративные растения. Особь чины луговой этой возрастной группы состоит из системы озимых, весенних и летних побегов первичного куста и таких же побегов парциальных кустов. Генеративных побегов мало (см. таблицу) и они имеют по одному соцветию, состоящему из 4—8 цветков. Парциальные кусты состоят из 2—3 побегов n+1 порядка, соединенных корневищем с материнским кустом, и имеют собственную корневую систему. У некоторых особей начинает отмирать первичный куст. Это 2—3-летние растения питомника. У особей этой возрастной группы корневища ветвятся до IV порядка. Молодые растущие корневища белые и хрупкие, очень обильны. Корневища прироста прошлого года серого цвета. Их длина (см. таблицу) больше, чем длина молодых корневищ растений вегетативной возрастной группы, выкопанных осенью предыдущего года, что свидетельствует об осеннем и весеннем росте корневищ. Из данных таблицы видно, что у молодых генеративных растений длина этих двух типов корневищ почти одинакова (43 и 51 см). Молодые корневища развиваются из почек в узлах серых корневищ.

Длительность этого возрастного состояния 1, реже 2 года.

Средневозрастные генеративные растения. Это разгар генеративного периода (рис. 3). Особи становятся очень мощными: парциальные кусты состоят из 2—3 побегов, но число их увеличивается с 3 до 12, они произрастают на расстоянии до 50 см от места посадки особи, на 1 м² развивается от 150 до 220 побегов. Наибольшее число генеративных побегов у растений 5—6-летнего возраста (до 40% от общего числа побегов в особи). На одном генеративном побеге развивается по 2—3 соцветия из 9—11 цветков. Отмечается обильный рост молодых корневищ (см. таблицу). Отмирает первичный куст, но разрушения стержневого корня и отмирания связанных с ним корневищ не наблюдается. Возраст растений этой группы от 3 до 6 лет.

Корневища этих особей чины луговой можно разделить по цвету и возрасту на 3 группы: 1) светлые — молодые растущие, развивающиеся из почек в узлах более старых корневищ и из почек при основании парциальных кустов; 2) серые, на которых развились побеги прошлого года; 3) коричневые — 3-летние и более старые. Характерно для этого периода обилие растущих корневищ. Есть корневища II, III, IV и V порядков.

Изучение анатомического строения корневищ этих 3 типов показало, что: а) они стеблевого строения и клетки паренхимы плотно заполнены крахмальными зернами; б) молодые растущие корневища имеют проводящую систему пучкового типа, камбий развивается быстро, но нет еще вторичной ксилемы и межпучкового камбия; в) серые корневища имеют уже первичное кольцевое строение проводящей системы, хорошо развит камбий, есть вторичная ксилема, вторичная флоема и луб, но деление камбия еще слабое; г) у коричневых корневищ типичное кольцевое строение проводящей системы: сильно развиты кольца вторичной ксилемы и вторич-



Рис. 3. Средневозрастное генеративное растение чины луговой.

а — парциальный куст; *б* — парциальный побег; *в* — стержневой корень; *в* — придаточные корни разных порядков; *д* — корневища.

ной флоемы, есть лубяные волокна и хорошо развитые лучи, образуются вторичные покровные ткани и в связи с этим идет отмирание клеток эпидермиса и коры. Чем старше корневища, тем больше зона отмерших клеток.

На такое же изменение анатомического строения корневища с удалением от его верхушки указывается в работах М. А. Гуленковой (1968в), И. С. Михайловской (1972), И. С. Михайловской и Т. А. Федотовой (1976).

Старые генеративные растения. Особи этой возрастной группы характеризуются меньшим количеством побегов в парциальных кустах и снижением числа растущих корневищ и генеративных побегов. Начинается разрушение стержневого корня и связанных с ним корневищ, что ведет к партикуляции растений.

Клоновые растения слабые. Корневища их отмирают быстро и разлагаются. Это растения 7-летнего возраста.

III. Постгенеративный (сенильный) период

Сенильные растения. В сенильное состояние растения чины луговой переходят начиная с 7-летнего возраста. Их парциальные кусты состоят из 1—2 низкорослых побегов со слабым ветвлением. Генеративных побегов нет. Начинается отмирание особей.

В заключение следует сказать, что в онтогенезе чины луговой, произрастающей в питомнике, выделяются такие же возрастно-морфологические группы, как и у других длиннокорневищных травянистых растений, но есть и свои особенности: 1) у всходов семядоли остаются в почве; 2) у ювенильных растений сохраняется связь с семядолями, которые еще наполнены крахмалом; 3) у хорошо развитых генеративных особей отмирает первичный куст и отмечается обильный рост корневищ.

ЛИТЕРАТУРА

Барановская А. В. (1963). Почвенный покров научно-опытной станции «Отрадное». Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, в. 14. — Борисова-Гуленкова М. А. (1961). К характеристике возрастных особенностей чины черной (*Lathyrus niger* Bernh.) в условиях Московской области. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 1. М. — Гуленкова М. А. (1968а). Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. Уч. зап. Пермского гос. пед. инст., т. 64.— Гуленкова М. А. (1968б). Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у чины гороховидной (*Lathyrus pisiformis* L.). В кн.: Морфология высших растений. М. — Гуленкова М. А. (1968в). К вопросу об анатомической структуре корневищ чины лесной и чины луговой. Реф. докл. Всесоюзн. межвузовской конфер. по морфол. раст. МГУ. — Гуленкова М. А. (1974). Становление жизненной формы у *Lathyrus pannonicus* Garcke. (Kramer) в онтогенезе.-Бюлл. МОИП. Отд. биол., 79, 4.— Донскова А. А. (1968). Жизненный цикл клевера сходного (*Trifolium ambiguum* M. B.) в условиях высокогорий Кавказа. Бюлл. МОИП. Отд. биол., 73, 4. — Егорова В. Н. (1963). Ритм сезонного побегообразования у чины луговой и мышиного горошка и отрастание их в зависимости от высоты срезания. Бюлл. МОИП. Отд. биол., т. 68, в. 5. — Егорова В. Н. (1964). О семенном размножении чины луговой и мышиного горошка. Бот. ж., 49, 7.— Кириллова В. П. (1973). Биолого-морфологические исследования некоторых видов луговых растений при изучении их биологической продуктивности. Бот. ж., 58, 1. — Ларин И. В., М. М. Агабабян, Т. А. Работнов, А. Ф. Любская, В. К. Ларина и М. А. Касименко. (1951). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. II. М.—Л. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы Европейской части СССР. Л.— Михайловская И. С. (1972). Возрастные анатомо-морфологические изменения подземных органов желтой люцерны (*Medicago falcata* L.). Бюлл. МОИП. Отд. биол., 77, 1. — Михайловская И. С., Т. А. Федотова. (1976). Анатомическая структура корневища *Potentilla alba* L. в онтогенезе. Бюлл. МОИП. Отд. биол., 81, 2. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геобот., в. 6. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М. — Серебряков И. Г., Т. И. Серебрякова. (1965). О двух типах формирования корневищ и корневищных многолетников. Бюлл. МОИП. Отд. биол., 70, 2. — Серебрякова Т. И. (1956). Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки. Уч. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 47. — Смирнова О. В., Н. А. Торопова. (1974). О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных рас-

тений дубрав. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. — Сукачев В. Н. (1925). Экспериментальная фитоценология и ее задачи. Зап. Лен. с.-х. ин-та, т. 2. — Сукачев В. Н. (1957). Главнейшие задачи ботаники в СССР. Бот. ж., 42, 11. — Ценопопуляции растений. (1976). Под ред. А. А. Уранова и Т. И. Серебряковой. М.— Шенников А. П. (1921). Фитоценология и опытные питомники. Журн. Петроградского агрономического ин-та, № 3—4. — Шенников А. П. (1939). Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями. В кн.: Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову. М. — Шенников А. П. (1963). Задачи лаборатории экспериментальной геоботаники Ботанического института Академии наук СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, в. 14.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 III 1977.

УДК 582.865 : 581.41

Т. И. Васильченко

МОРФОГЕНЕЗ *DAPHNE JULIA* K.-POL. (*THYMELAEACEAE*) В УСЛОВИЯХ ПАСТБИЩНОГО И ЗАПОВЕДНОГО РЕЖИМОВ

T. I. VASILCHENKO. MORPHOGENESIS OF *DAPHNE JULIA* K.-POL. (*THYMELAEACEAE*) UNDER THE CONDITIONS OF PASTURE AND RESERVATION REGIME

Изучено побегообразование *Daphne julia* в условиях пастбищной дигрессии и заповедного режима (исключение выпаса). Установлено, как происходят формирование утолщенной подземной оси, образование надземных побегов и вегетативное размножение. Выяснено, что за семилетний период заповедный режим оказал существенное воздействие на изменение строения реликтовых фитоценозов с дафной Юлии.

В 1969 г. в состав Центрально-Черноземного заповедника были включены два новых участка — Баркаловка и Букреевы Бармы. Заповедание этих урочищ позволило спасти от полного уничтожения реликтовые фитоценозы с *Daphne julia*, *Dendranthema zawadskii* и другими реликтовыми видами.

Daphne julia — растение, занесенное в настоящее время в «Красную книгу». Это небольшой зимнезеленый кустарничек, встречающийся в травяно-кустарничковых кальцефитностепных группировках (Голицын, 1965). История ее изучения отражена в работах Б. М. Козо-Полянского (1911, 1927б, 1931), В. В. Алехина (1926), С. В. Голицына, Н. П. Медведева (1954), Г. И. Барабаш, С. В. Голицына (1962), Н. П. Виноградова, С. В. Голицына (1963).

Это растение размножается семенами и вегетативным путем — распадением кустов клона и укоренением нижних ветвей.

Известно, что образование плодов у дафны происходит лишь в отдельные годы (Гроссет, 1927). В 1975 г. плодоношение было особенно интенсивным. Массовое созревание плодов наблюдалось 25—27 V, кроме того, вполне зрелые плоды были найдены после вторичного цветения — 4 X.

Плод у дафны Юлии — сочная костянка желтого цвета; в зрелых плодах слегка просвечивает плотный эндокарп темно-бурого, почти черного цвета, экзокарп опушен простыми волосками. В месте прикрепления плода имеется небольшое кольцо из коротких волосков, а на вершине плода — засохшие столбик и рыльце. Средняя длина плода — 4.8, средняя ширина — 2.5 мм. Форма округло-цилиндрическая. Семя с эндокарпом грушевидной формы, его длина 3, ширина в самой широкой части — 1.5 мм.

При прорастании семени на поверхность выносятся две небольшие сочные семядоли (длина — 4, ширина — 2 мм). Первая пара обратнояйцевидных настоящих листочков располагается почти супротивно, они имеют

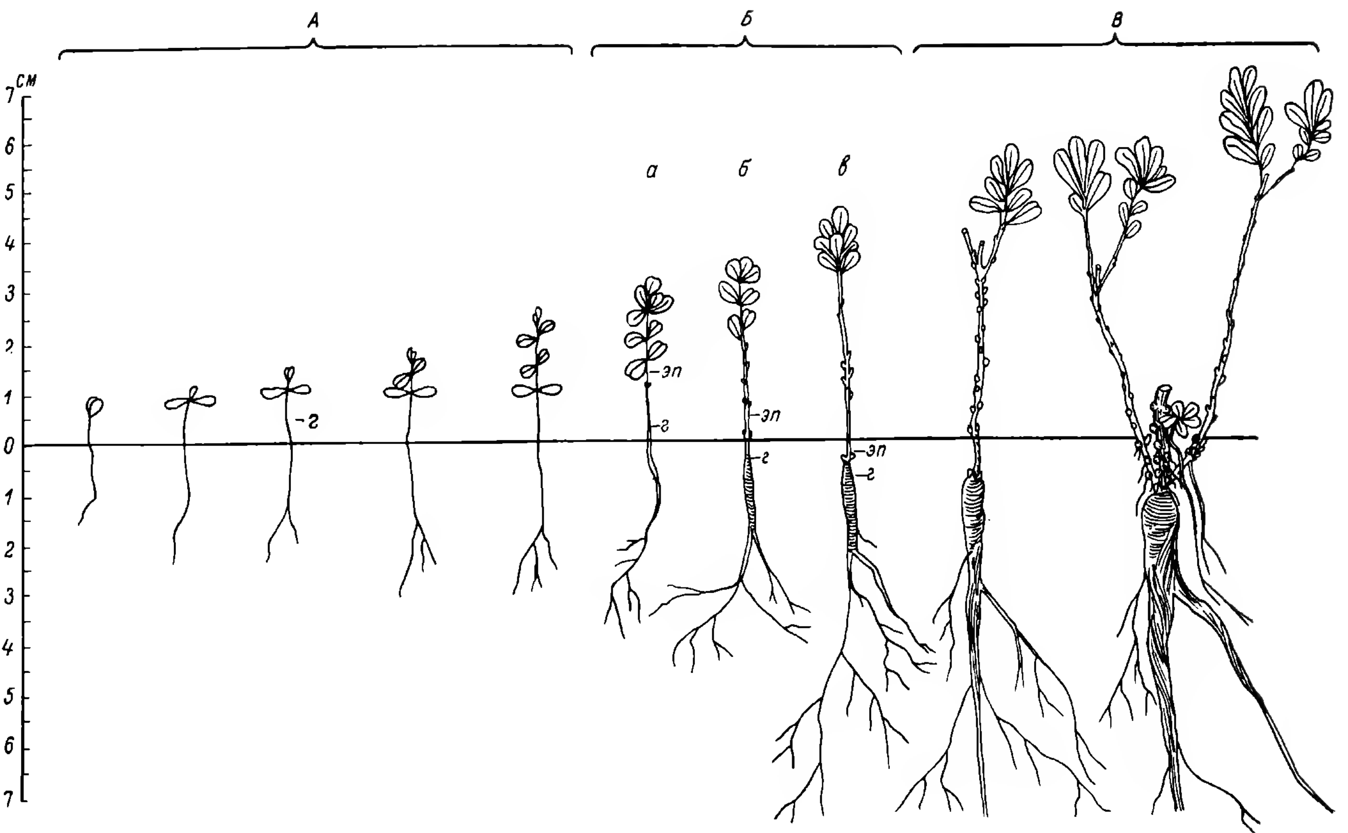


Рис. 1. Формирование куста *Daphne julia*.

А — развитие проростков; *Б* — развитие ювенильных растений: *а*, *б*, *в* — формирование ксилоподия; *г* — гипокотиль; *эп* — эпикотиль; *В* — образование побегов у взрослых вегетативных особей.

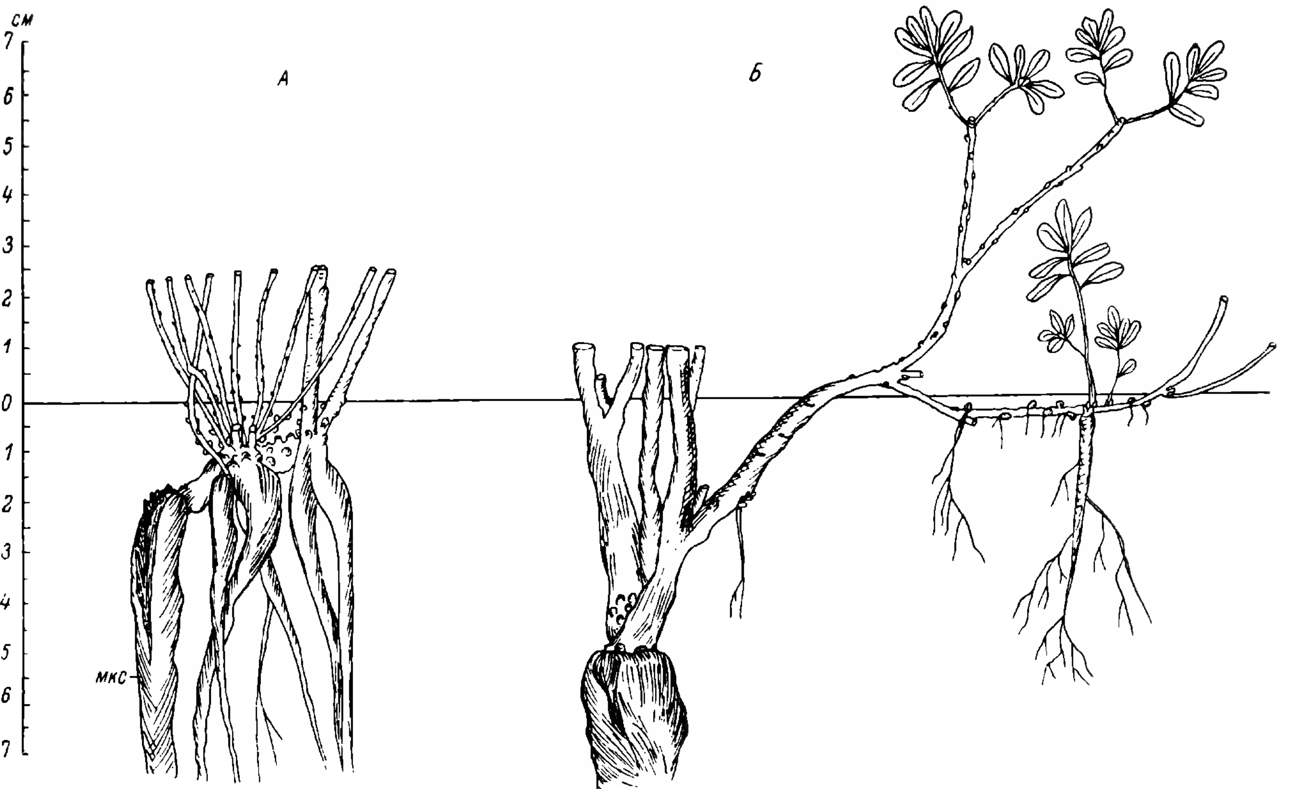


Рис. 2. Побегообразование у старых генеративных особей *Daphne julia*.

А — дочерний куст, связанный со старым материнским ксилоподием (*мкс*); *Б* — укоренение нижних ветвей.

слегка выемчатую верхушку с небольшим острием — продолжением средней жилки. Последующие листья располагаются поочередно (рис. 1, *А*). Гипокотиль тонкий, постепенно переходит в главный корень с ветвящимися боковыми корнями (рис. 1, *А*). После отмирания семядолей проростки переходят в ювенильное состояние.

На побеге ювенильного растения (рис. 1, *Б*, *б*) хорошо заметны пара супротивных почек в пазухах опавших семядолей и почти супротивные почки в пазухах опавших первых листьев. Этот признак дает возможность установить, как происходит формирование подземной части растения — ксилоподия (по Козо-Полянскому, 1927б). Вначале слегка утолщается гипокотиль, он частично возвышается над поверхностью почвы (рис. 1, *Б*, *а*). На второй год жизни у ювенильных растений наблюдается формирование утолщенной подземной оси (рис. 1, *Б*, *б*). В образовании ее принимают участие гипокотиль и главный корень. На ксилоподии хорошо заметны поперечные складки, характерные для контрактильных корней. В результате образования складок верхняя, гипокотильная часть ксилоподия оказывается под поверхностью почвы.

В дальнейшем ксилоподий утолщается еще больше и еще глубже погружается в почву, втягивая и эпикотиль (рис. 1, *Б*, *в*).

У молодых вегетативных особей ветвление симподиальное; затем главная ось отмирает и развиваются боковые побеги из спящих почек, расположенных в верхней части ксилоподия (рис. 1, *В*). В подземной части побегов много спящих почек, в основании которых образуются придаточные корни. Они могут утолщаться и в свою очередь превращаться в ксилоподии. Формирование ксилоподиев может происходить до начала образования побега из соответствующей спящей почки или одновременно с развитием побега (рис. 1, *В*; рис. 2, *Б*).

Появление корнесобственных дочерних побегов происходит особенно интенсивно у средневозрастных генеративных особей, что способствует формированию куста с хорошо развитой надземной и подземной частями. Такой куст при старении может распадаться на отдельные особи. В старовозрастных генеративных кустах часто хорошо видна связь дочерних побегов, имеющих собственные ксилоподии, с материнским (рис. 2, *А*).

Вегетативное размножение у старых генеративных особей дафны происходит и в результате укоренения нижних полегающих побегов. Из спящих почек этих побегов развиваются вертикальные побеги с собственными ксилоподиями. Формируется куст, который впоследствии может отделиться от материнского растения (рис. 2, *Б*). Такую возможность вегетативного размножения дафны отмечал Козо-Полянский (1927б).

Структура куста дафны зависит от возрастного состояния и экологических условий. В понижениях между холмами и в нижней части склонов, где гумусовый горизонт достигает большой мощности, встречаются крупные генеративные особи. Высота их побегов составляет 30, диаметр кустов — 50 см. Кусты густые, побеги хорошо олиственны, в подземной части имеется 1—2 толстых ксилоподия (до 3—4 см в диаметре), направленных вертикально вниз (глубина проникновения корней более 1 м). По данным Голицына и Медведева (1954), кусты дафны могут достигать в поперечнике 1 м, их ксилоподии — до 8 см в диаметре, а корни проникают на глубину более 1.5 м.

Крупные кусты встречаются и на меловых обнажениях. На крутых склонах ксилоподии направлены перпендикулярно к поверхности и даже несколько вверх по склону. Эта особенность растений меловых обнажений была отмечена А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1954). В таких местообитаниях, где производится интенсивный выпас, ксилоподии старых особей обнажаются и на их верхних одревесневших частях поселяются лишайники.

На некоторых склонах, покрытых черноземом, дафна образует сплошные заросли, в которых трудно выделить отдельные кусты. Здесь много побегов; по нашим данным, в среднем 550 на 1 м^2 (максимальное число побегов достигает 900 на 1 м^2), они слабые и тонкие, достигают высоты

15 см. В подземной части также трудно выделить главный ксилоподий, так как их очень много, диаметр каждого около 0.5 см. Они расположены в основном в слое почвы 20—30 см. Проективное покрытие дафны в таких фитоценозах может составлять 40%.

Различия между структурой кустов особей дафны могут определяться не только возрастным состоянием и экологическими условиями, но и происхождением — вегетативным или семенным; это довольно четко выявлено у некоторых растений (Снаговская, 1966; Григорьева, 1974). Особенно большое влияние на структуру кустов и побегообразование оказывает режим использования территории.

В настоящее время на большей части ареала *D. julia* реликтовые фитоценозы находятся в состоянии угнетения или полностью уничтожены. На их месте в результате чрезмерного выпаса образуются меловые обнажения, зарастающие сорняками. Образование меловых обнажений наблюдается в урочищах Сурчины, Парсет и в других местах.

Пастбищная дигрессия приводит к уничтожению реликтовых фитоценозов, несмотря на то что они обладают высокой устойчивостью к выпасу. В литературе отмечается отрицательное влияние выпаса на дафну и пышное развитие ее в местах, не подверженных скотобою, но вместе с тем — устойчивость к выпасу и образование одиночных крупных кустов на пастбище (Козо-Полянский, 1927а, б; Гроссет, 1927; Комаров Н., 1928; Попов, 1938; Виноградов и др., 1960; Барабаш, Голицын, 1962).

В 1969—1975 гг. нами проведены исследования пастбищной дигрессии (ПД) реликтовых фитоценозов с дафной в урочищах Баркаловка и Сурчины по методике Всесоюзного института кормов (Раменский и др., 1956; Цаценкин, Черкесов, 1972; Цаценкин и др., 1974). Оказалось, что при умеренной пастьбе (5-я ступень ПД по экологическим шкалам Л. Г. Раменского и др., 1956) участки изученной ассоциации имеют высокую видовую насыщенность и характеризуются значительным проективным покрытием дафны (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Влияние пастбищной дигрессии (ПД) на перистоковыльно-дафново-низкоосоковую ассоциацию

Ступени дигрессии (ПД)	Общее проективное покрытие ассоциации, %	Число видов на 100 м²	Число видов на 1 м²	*Daphne julia*		
				встречаемость, %	проективное покрытие, %	число побегов на 1 м²
ПД-5 умеренный выпас	65	80	39	100	9	208
ПД-7 сильный выпас	40	66	30	80	1.5	15
ПД-8 полусбой	20	45	20	25	0.2	1—2

По мере повышения интенсивности выпаса снижаются проективное покрытие дафны, ее встречаемость, число побегов, а также проективное покрытие и другие показатели фитоценоза. На 8-й ступени ПД частично уничтожается почвенный покров, обнажается меловой субстрат, однако и в этих условиях дафна еще цветет и плодоносит, образуя одиночные побеги до 5—7 см высотой.

На 9-й ступени ПД дафна почти исчезает; лишь кое-где среди сорняков встречаются ее побеги, коренное растительное сообщество уничтожается полностью. За годы наблюдений в окрестностях заповедника значительная часть реликтовых фитоценозов перешла на 8—9-ю ступени ПД. Наиболее стойким компонентом в них оказалась дафна Юлии. Проникновение новых сорно-полевых растений в эти фитоценозы происходит лишь на 8-й ступени ПД при частичном уничтожении почвенного и растительного покровов. Все это, очевидно, свидетельствует о замкнутости реликтовых фито-

ценозов, подтверждает их древний характер и постоянство самого местообитания.

При полном исключении выпаса с введением заповедного режима также происходят существенные изменения.

С целью изучения влияния такого режима на реликтовые фитоценозы с дафной в первый год его введения (1969) были выделены постоянные участки по 100 м², на которых заложено по пять постоянных метровых учетных площадок в разных ассоциациях, находившихся на разных ступенях ПД.

Для сравнения взяты только 4 участка разных ассоциаций на 5-й ступени ПД (исходное состояние); это основные ассоциации, наиболее широко распространенные. В районе исследований участки их приурочены к склонам разной экспозиции (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика основных ассоциаций с *Daphne julia*

Показатели	Перистоковыльно-дафново-низкоосоковая	Овсецово-дафново-низкоосоковая	Тырсово-дафново-низкоосоковая	Дафново-низкоосоковая
Экспозиция склона	З	СЗ	ЮЗ	Ю
Видовая насыщенность, 1 м²	39	42	28	26
Общее количество видов, 100 м²	80	85	46	50
Общее проективное покрытие, %	65	60	35	50
Встречаемость дафны, %	100	90	50	50
Пастбищная дигрессия *	5	5	5	5
Богатство почвы **	12	12	10	10
Увлажнение ***	50	50	49	49
Видовой состав	Проективное покрытие, %			
Festuca sulcata ****	3.5	3	2.5	3.5
Helictotrichon desertorum	—	2.5	—	0.1
Stipa capillata	—	—	3	—
S. pennata	2.5	1	0.4	0.5
Carex humilis	15	15	7	16
Astragalus albicaulis	—	—	—	4.2
Onobrychis arenaria	1.5	0.5	—	1
Anthericum ramosum	1.5	0.1	0.3	1.5
Bupleurum falcatum	0.3	0.1	0.1	0.3
B. multinerve	2	—	—	—
Daphne julia	9	7	3	3
Filipendula hexapetala	4	5	—	0.1
Gypsophila altissima	0.2	—	0.3	0.5
Helianthemum nummularium	3	0.5	0.2	4
Onosma simplicissimum	—	0.1	0.2	1.8
Polygala sibirica	—		0.2	0.5
Potentilla humifusa	1.5	1.0	0.3	0.3
Senecio czernjaevii	3	4	—	—
Thymus cretaceus	2	0.5	4	4
Viola arenaria	0.5	0.5	0.2	0.5
Thuidium abietinum	20	15	2.5	5
Polytrichum piliferum	3		5	4

* ПД-5 — умеренное влияние выпаса.
** Б-10-12 — почвы довольно богатые.
*** У-49-50 — увлажнение влажностепное.
**** Латинские названия приводятся по книге: П. Ф. Маевский «Флора средней полосы Европейской части СССР», 9-е изд., 1964.

Для всех ассоциаций характерно довольно высокое проективное покрытие типчака *Festuca sulcata*, что является следствием антропогенной флюктуации (Работнов, 1972), вызванной выпасом. В условиях заповедного режима его проективное покрытие уменьшается, а проективное покрытие злаков — доминантов первого яруса значительно возрастает. На седьмой год заповедного режима проективное покрытие *Stipa pennata* составило

10% (в перистоковыльно-дафново-низкоосоковой ассоциации), *Helictotrichon desertorum* — 15% (в овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации). Увеличилось почти в 2 раза проективное покрытие *Stipa capillata* (5%).

В первых двух ассоциациях наблюдалось заметное снижение проективного покрытия осоки *Carex humilis* — с 15 до 6% и с 15 до 5% соответственно.

В тырсово-дафново-низкоосоковой ассоциации, напротив, наблюдалось разрастание *C. humilis*, проективное покрытие которой увеличилось с 7 до 17%; в дафново-низкоосоковой ассоциации участие осоки в травостое незначителвно сократилось.

Во всех ассоциациях отмечалось уменьшение проективного покрытия *Thymus cretaceus* и других видов степного разнотравья и разрастание мха *Thuidium abietinum*.

ТАБЛИЦА 3

Влияние заповедного режима на побегообразование *Daphne julia* (исходное состояние — ПД-5)

Ассоциация	Среднее число побегов на 1 м² за годы						
	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Перистоковыльно-дафново-низкоосоковая	208	230	240	267	304	—	359
Овсецово-дафново-низкоосоковая	125	130	146	169	—	—	234
Тырсово-дафново-низкоосоковая	93	—	—	—	—	—	220
Дафново-низкоосоковая	70	83	103	113	115	—	148

Наблюдения за побегообразованием дафны в условиях заповедного режима за семилетний период показали, что число ее побегов увеличилось на всех площадках (табл. 3). На участке перистоковыльно-дафново-низкоосоковой ассоциации число побегов дафны в среднем на 1 м^2 (общая учетная площадь 5 м^2) увеличилось в 1.5 раза, проективное покрытие возросло с 9 до 15%, общее проективное покрытие — с 65 до 100%.

В овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации проективное покрытие дафны увеличилось с 7 до 17%, число побегов — почти в 2 раза. Общее проективное покрытие достигло 100%. В тырсово-дафново-низкоосоковой ассоциации число побегов возросло более чем в 2 раза, проективное покрытие с 3 до 10%; общее проективное покрытие на седьмой год составило 65%, против 35 в первый год наблюдений. В дафново-низкоосоковой ассоциации число побегов на седьмой год наблюдений возросло в 2 раза, проективное покрытие — с 3 до 11%, общее проективное покрытие — до 90%.

Наблюдения за побегообразованием и изменение проективного покрытия на участках ассоциаций, находившихся на более высоких ступенях пастбищной дигрессии, показали значительное увеличение проективного покрытия и числа побегов дафны, а также проективного покрытия осоки низкой (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Влияние заповедного режима на побегообразование *Daphne julia* (исходное состояние — ПД-7)

Ассоциация	Среднее число побегов на 1 м² в годы	
	1969	1975
Тырсово-дафново-низкоосоковая	50	230
Овсецово-дафново-низкоосоковая	30	170

В тырсово-дафново-низкоосоковой ассоциации число побегов дафны увеличилось в 4.5 раза, а проективное покрытие — в 8 раз (с 2 до 16%).

В овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации проективное покрытие достигло 15% против 2% в исходном состоянии, количество побегов возросло в 5.5 раза. Наблюдается поселение дафны в ямах, оставшихся на территории заповедника после меловых выработок.

Следует отметить особенно большое накопление ветоши на участках фитоценозов, находившихся в год заповедания на ступени ПД-5. Накопление ветоши, а также образование сплошного мохового покрова могут привести к существенным изменениям в составе реликтовых фитоценозов.

Разрастание дафны, увеличение числа ее побегов и особей осуществляются в основном за счет вегетативного возобновления и размножения. Семенное возобновление у дафны наблюдалось в перистоковыльно-дафново-низкоосоковой ассоциации на склоне северо-восточной экспозиции при пастбищном использовании (ступень ПД-6). На этом участке были обнаружены ювенильные растения 2—3-го годов жизни, а также первого года, но в меньшем количестве. Вполне возможно, что все эти растения относятся к одной генерации, но развились из семян, проросших в разное время.

В условиях заповедного режима ювенильные растения семенного возобновления были найдены лишь на участке овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации на зарастающей осыпи.

Дальнейшее изучение влияния заповедного режима на дафну позволит разработать оптимальный режим для сохранения фитоценозов с ее участием.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1926). Растительность Курской губернии. — Барабаш Г. И., С. В. Голицын. (1962). К характеристике травяно-кустарничковых группировок с *Daphne julia* K.-Pol. Бот. ж., 47, 12. — Виноградов Н. П., С. В. Голицын, Л. В. Денисова. (1960). Ботанические памятники природы центрально-черноземных областей. В кн.: Охрана природы и заповедное дело в СССР, 5. — Виноградов Н. П., С. В. Голицын. (1963). К истории сниженных альп Средне-Русской возвышенности. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 4. — Голицын С. В. (1965). Сниженные альпы и меловые иссопники Средне-Русской возвышенности. Автореф. канд. дисс. Воронеж. — Голицын С. В., Н. П. Медведев. (1954). Волчеягодник Юлии. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 17. — Григорьева Н. М. (1974). Некоторые особенности структуры популяций и биологии люцерны желтой на пойменных лугах р. Угры. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.— Гроссет Г. Э. (1927). Новые данные о *Daphne Sophia* Kalen. и *Daphne Julia* K.-Pol. Тр. Н.-и. инст. Воронежск. гос. унив., 1. — Козо-Полянский Б. М. (1911). К флоре Воронежской губернии. Тр. Юрьевск. бот. сада, 12.— Козо-Полянский Б. М. (1927а). Черноземный рододендрон. Воронежск. краеведч. сб., 4. — Козо-Полянский Б. М. (1927б). К флоре верховьев р. Оскола. Тр. Н.-и. инст. Воронежск. гос. унив., 1. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — Комаров Н. Ф. (1928). К флоре западной части Воронежской губернии. Бюлл. общ. естествоиспыт. Воронежск. гос. унив., 2, 2. — Попов Г. И. (1938). К вопросу о происхождении характерных меловых обнажений юго-востока Европейской части СССР. Изв. Геогр. общ. СССР, 70, 1. — Прозоровский Н. А., В. М. Покровская. (1936). Новое местонахождение *Bupleurum ranunculoides* в Среднем Поосколье. Тр. Воронежск. гос. унив., 9, 1. — Работнов Т. А. (1972). Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов. В кн.: Полевая геоботаника, 4.— Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин и др. (1956). Экологическая оценка растительности кормовых угодий по растительному покрову.— Семенова-Тян-Шанская А. М. (1954). Биология растений и динамика растительности меловых обнажений по р. Деркул. Тр. БИН АН СССР, сер. Геоботаника, 3, 9. — Снаговская М. С. (1966). Сравнительная характеристика популяций *Medicago falcata* L. в разных экологических условиях. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 4.— Цаценкин И. А., С. И. Дмитриева и др. (1974). Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову.— Цаценкин И. А., А. М. Черкесов. (1972). Рекомендации по обобщению геоботанических обследований кормовых угодий.

Воронежский
лесотехнический институт.

Получено 17 XI 1975.

УДК 582.623 (571.1)

Т. В. Макрый, Л. В. Бардунов

НАХОДКА ЧОЗЕНИИ *CHOSENIA ARBUTIFOLIA* (PALL.) A. SKVORTS. (*SALICACEAE*) ЗАПАДНЕЕ БАЙКАЛЬСКОГО ХРЕБТА (ПРЕДБАЙКАЛЬЕ)

T. V. MAKRYI, L. V. BARDUNOV. THE FIND OF *CHOSENIA ARBUTIFOLIA* (PALL.) A. SKVORTS. (*SALICACEAE*) WEST OF THE BAIKALSKY MOUNTAIN RANGE (CIS-BAIKAL REGION)

Чозения *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. была обнаружена нами в июле 1976 г. на р. Киренге немного ниже устья ее правого притока р. Окунайки, примерно в 15 км выше пос. Казачинска (Казачинско-Ленский р-н, Иркутская обл.).

Находка эта была довольно неожиданной, так как точка, где оказалась чозения, лежала за пределами ее ареала — к западу от ее западной границы. Правда, литературные данные о западной границе ареала чозении несколько разноречивы. Так, Б. П. Колесников (1937, с. 730) на карте ареала западную границу распространения чозении доводит до восточного берега Байкала в районе низовьев р. Селенги, к югу и северу от которой граница резко отходит от Байкала. Одновременно на с. 731 этот автор отмечает, что, по данным, которые он не успел учесть при составлении карты, граница ареала чозении «к оз. Байкал. . . выходит где-то у северной оконечности его, следуя далее на юг вдоль восточного берега до устья р. Селенги». Почти не отличается от карты, даваемой Б. П. Колесниковым, карта в работе С. Я. Соколова и О. А. Связевой (1965). И это довольно странно, поскольку они цитируют «Флору Средней Сибири» М. Г. Попова (1959), в которой чозения приводится не только для восточного и северо-восточного побережья Байкала, но и для северо-западного. Б. А. Тихомиров (1946) значительно отодвигает границу распространения чозении на запад, проводя ее (в южносибирской части ареала) в верховьях р. Енисея. При этом большая часть Предбайкалья и все Прихубсугулье (Монгольская Народная Республика) включаются им в область распространения чозении. Данные Б. Н. Норина (1958) относятся к северной части западной границы ареала чозении. Для характеристики ее южной части он пользуется материалами Б. П. Колесникова. В уже упоминавшейся «Флоре Средней Сибири» М. Г. Попова самые западные местонахождения чозении указываются для северо-западного побережья Байкала и непосредственно примыкающего к нему восточного склона Байкальского хребта.

Фактически граница ареала чозении, как можно судить по работам, посвященным флоре и растительности Прибайкалья и Монголии, а также по материалам Гербария им. М. Г. Попова, проходит там, где она указана этим исследователем — по восточному склону Байкальского хребта. По наблюдениям одного из авторов этой статьи Т. В. Макрый, максимальное удаление местонахождений чозении от берега Байкала составляет примерно 20—25 км (в самой северной части озера).

Киренское местонахождение чозении расположено более чем в 100 км западнее местонахождений, ранее известных как самые западные, находящиеся по другую сторону хребта, и отделено от них высокими горами с хорошо выраженными высокогорьями. Это навело нас на мысль об известной изолированности местонахождения на р. Киренге.

Из расспросов местных жителей выяснилось, что «ветла» (так здесь называют чозению) произрастает на берегах правых притоков р. Киренги, стекающих с западного склона Байкальского хребта, — рек Окунайке и Улькане и притоков последней Умбелле и Кунерме. Т. В. Макрый проверила сообщения, относящиеся к рекам Улькану и Умбелле. Чозения оказалась на берегах обеих рек в их нижнем течении. Остальные сообщения



Ствол чозении *Chosenia orbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. в низовьях реки Умбеллы.

проверить не удалось, но вряд ли стоит сомневаться в их правильности: облик чозении слишком характерен, чтобы ее можно было с чем-нибудь спутать (во всяком случае в данном районе). Кроме того, еще совсем недавно чозения широко использовалась для изготовления лодок-долбленок (по опросным данным) и прекрасно известна населению. Наличие чозении на р. Кунерме подтвердил В. Н. Моложников (устное сообщение).

Во всех трех местонахождениях чозения растет в довольно типичных для нее условиях, на наносных галечно-песчаных субстратах по берегам рек и на островах. Везде она образует небольшие рощицы, вытянутые узкими лентами вдоль берегов, обычно чистые у самого берега и в смеси с тополем *Populus suaveolens* на некотором удалении от воды.

Чозения прекрасно растет, особенно в низовьях р. Улькана, где она достигает высоты 25—30 м при диаметре стволов около 35—55 см (отдельные деревья имеют диаметр 60 см). На р. Киренге чозения несколько мельче — высотой около 25 м с диаметром до 45 см. Самое крупное дерево было обнаружено возле устья р. Умбеллы, высота его — примерно 28—30 м, а диаметр 1 м (см. рисунок).

Обращают на себя внимание крупные размеры чозении в указанных местонахождениях. Восточнее же, на восточном склоне Байкальского хребта и на западном Баргузинского, в местах, где она довольно широко

распространена, это дерево обычно мельче — около 18 м высоты и 20 см (редко 30) в диаметре.

Тополево-чозениевые рощи во всех рассматриваемых местонахождениях сходны между собой. Сомкнутость крон 0.5—0.8. Во втором ярусе обычна *Alnus hirsuta*, довольно широко распространенная в долинах рек и речек на территории Казачинско-Ленского р-на, нередка *Padus racemosa*. В подлеске (его сомкнутость колеблется в пределах 0.3—0.9) чаще преобладает *Swida alba*; как незначительная примесь встречаются *Sorbaria sorbifolia*, *Crataegus sanguinea*, *Spiraea media*, *Rosa acicularis*, *Atragene sibirica*, *Ribes rubrum*.

Травяной покров развит неравномерно — от почти полного отсутствия до 70—80% проективного покрытия. Образован он видами, большинство которых обычно для долинных лесов. Это приручьевые виды: *Cacalia hastata*, *Equisetum hiemale*, *Anemone dichotoma*; лесные, характерные для влажных местообитаний, — *Calamagrostis langsdorffii*, *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum flavum*, *Angelica silvestris*, *Elymus sibiricus*, *Senecio nemorensis*: лугово-лесные — *Inula salicina*, *Veronica longifolia*, *Filipendula ulmaria*, *F. palmata*, *Heracleum dissectum*, *Valeriana officinalis*, *Tanacetum vulgare*, *Vicia cracca*, *Sanguisorba officinalus*, *Trigonella platicarpos*, *Equisetum pratense*. Реже встречаются виды, свойственные сухим лесам, — *Trifolium lupinaster*, *Rubus saxatilis*, *Geranium pseudosibiricum*, а также таежные — *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*.

В целом травяной покров чозенников малоспецифичен. Это отмечает и Б. Н. Норин (1958).

Моховой покров отсутствует, что вполне понятно, так как бо́льшая часть площадей, занятых тополево-чозениевыми рощами, почти ежегодно заливается.

В низовьях р. Улькапа отмечено прекрасное возобновление чозении.

Приведенные местонахождения чозении лежат за пределами западных предгорий Байкальского хребта, на территории Предбайкальской впадины. Эти местонахождения несколвко отодвигают к западу западную границу ареала чозении, образуя клин. Однако это вряд ли клин. Скорее всего и дальше к северу, в пределах правобережья р. Киренги, чозения также произрастает в долинах рек, стекающих с западного склона хребта Акиткан.

ЛИТЕРАТУРА

Колесников Б. П. (1937). Чозения (*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.) и ее ценозы на Дальнем Востоке. Тр. ДВ ФАН СССР, сер. бот., II.— Норин Б. Н. (1958). К характеристике чозениевых сообществ (*Chosenia macrolepis* Ass.) на крайнем северо-западе их ареала. Бот. ж., 43, 6.— Попов М. Г. (1959). Флора Средней Сибири.— Соколов С. Я., О. А. Связева. (1965). Хорология древесных растений СССР. Комаровские чтения, 17.— Тихомиров Б. А. (1946). К происхождению ассоциаций кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.). Материалы по истории флоры и растительности СССР, II.

Сибирский институт
физиологии и биохимии растений
СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 12 I 1977.

УДК 581.9 (571.645)

А. М. Черняева

ФЛОРА ОСТРОВА ЗЕЛЕНЫЙ (МАЛАЯ КУРИЛЬСКАЯ ГРЯДА)

A. M. CHERNYAEVA. FLORA OF THE ZELENYI ISLAND (LITTLE CURILES)

Дан аннотированный перечень 139 видов семенных и папоротникообразных растений, произрастающих на острове Зеленом (Малая Курильская гряда). Список составлен на основании изучения гербарного материала и полевых наблюдений автора и других исследователей, посетивших остров. Проведен краткий анализ флоры, отмечено ее относительное богатство. Наличие в составе растительного покрова ценных кормовых растений рассматривается как один из факторов, создающих на острове Зеленом возможность акклиматизации животных.

Остров Зеленый входит в Малую Курильскую гряду, которая простирается на 105 км параллельно Большой Курильской гряде. В состав Малой Курильской гряды, кроме Зеленого, входят острова Шикотан, Танфильева, Юрий, Полонского, Анучина. Эти острова в отличие от Большой Курильской гряды, известной действующими вулканами и большими горными поднятиями, представляют собой плоские выровненные участки суши, остатки древней морской террасы, поднимающиеся над уровнем океана на 20—40 м. Лишь на о. Шикотан преобладают относительные высоты 60—100 м над ур. м. и более.

Геологическое строение, геоморфологические особенности этих островов указывают на их родство с о. Хоккайдо, частью которого они, очевидно, были в недавнем геологическом прошлом.

По Д. П. Воробьеву (1963) о. Зеленый относится к Мало-Курильскому подрайону Южно-Курильского района Дальневосточной хвойно-широколиственной лесной подобласти.

В прошлом остров был заселен и использовался как база рыбообрабатывающей промышленности. Природные особенности Малой Курильской гряды — преобладание низкогорного равнинного рельефа и травяно-кустарниковой растительности — отражены в работах исследователей Курильских островов (Корсунская, 1947, 1958; Лавренко, 1950; Tatewaki, 1957; Воробьев, 1963; Атлас Сахалинской области, 1968) и легли в основу фитогеографического районирования Курил.

О. Зеленый по размерам занимает второе место в Малой Курильской гряде (после о. Шикотан). Площадь его примерно равна 60 км². По форме он напоминает пятиугольник, имеет слабоизрезанную береговую линию с небольшими открытыми мелководными бухтами. На юго-западном побережье имеются небольшие озера, соединяющиеся протоками с океаном, и речки.

Климат Курильских островов морской, он определяется влиянием холодных вод Охотского моря и Курильского течения. По многолетним данным (Справочник по климату СССР, 1968, 1970), средняя температура самого холодного месяца (февраля) на о. Зеленом составляет —5.3°; средняя температура самого теплого месяца (августа) — 16.1°. Среднее количество осадков за год на о. Зеленом равно 1020 мм. Снеговой покров неустойчивый; из-за постоянных сильных ветров снег почти целиком сдувается с плоской поверхности острова.

Флору Курильских островов исследовали Д. П. Воробьев (1948, 1956, 1960) и Татеваки (1957). Указания на те или иные виды, произрастающие на Курильских островах, мы находим во «Флоре СССР» (1934—1964, тт. I—XXX), а также в работах Кудо (Kudo) (1925), Е. М. Егоровой (1964, 1965, 1969, 1970), Ови (Ohwi) (1965), В. Н. Ворошилова (1966), А. М. Черняевой (1973). Однако флора Курил исследована неполно и неравномерно. Недостаточно также сведений о распространении видов по островам Курильской гряды. В работе Д. П. Воробьева (1956) о флоре Курильских островов при описании распространения на них растений

назван лишь один остров Малой Курильской гряды — о. Шикотан. То же имеет место в работах других исследователей: Татеваки (1957), Ови (1965), Ворошилова (1966). В «Определителе высших растений Сахалина и Курильских островов» (Воробьев и др., 1974) редко указываются достоверные находки с этих островов. Это объясняется, очевидно, тем, что указанные острова — труднодоступные и малопосещаемые.

В настоящее время в целях рационального использования и охраны растительных богатств островных территорий разрабатываются планы организации заповедников и заказников на них, в том числе и на некоторых Курильских островах.

Характеризуясь фаунистически бедными комплексами (Воронов, 1975), отдельные острова Курильской гряды давно привлекают внимание зоологов как экологические ниши, пригодные для обитания некоторых, в том числе промысловых животных, поэтому изучение флоры и растительности каждого из этих островов, особенно самых южных, имеет не только научное значение. Эти материалы будут также полезны при фитогеографическом районировании и изучении истории растительного покрова Курильских островов с их разнообразными природными условиями.

В августе—сентябре 1960 г. я посетила в составе экспедиции Сахалинского комплексного научно-исследовательского института (СахКНИИ) Дальневосточного научного центра Академии наук СССР (ДВНЦ АН СССР) следующие острова: Итуруп, Кунашир, Шикотан, Зеленый, Юрий. В экспедиции приняли участие дальневосточный ботаник М. А. Скрипка. посетившая только о. Кунашир, и лесовод Н. А. Попов. Мы гербаризировали растения и составляли геоботанические описания основных типов растительности островов. Основу публикуемого списка флоры о. Зеленого составляют наши гербарные сборы и наблюдения, полевые геоботанические описания (выполненные мною во время экспедиционных работ) и гербарные сборы сотрудников Биолого-почвенного института (БПИ) ДВНЦ АН СССР и других исследователей. Также учтены сборы, хранящиеся в гербариях СахКНИИ (пос. Новоалександровск), БПИ (г. Владивосток) и Главного ботанического сада АН СССР (г. Москва).

В списке отсутствуют ранневесенние растения (эфемероиды), видимо, произрастающие на острове, но пока никем еще не собранные. Нами могли быть не учтены также отдельные виды осок, вегетирующих в более ранние сроки, и некоторые другие растения.

Ниже приводится список растений, зарегистрированных на о. Зеленом, даются краткие сведения об их местонахождениях, экологии, фазах вегетации и времени сбора.

Гербарные сборы определены автором статьи. Наши коллекции просмотрели В. Н. Ворошилов и А. К. Скворцов; им я глубоко признательна.

В этой статье при обозначении фамилий коллекторов приняты следующие сокращения: Б. Г. Бутовский — (Б), Н. Г. Васильев — (В), Н. А. Попов — (П), В. А. Розенберг — (Р), А. М. Черняева — (Ч).[1] Использованы также сокращения: морская — мор., терраса — тер., восток, восточный — вост., север, северный — сев., южный — юж., запад, западный — зап., побережье — поб., ассоциация — ассоц., вегетация — вег., плодоношение — пл., цветение — цв.

Athyrium melanolepis (Franch. et Sav.) Christ [2] — мор. тер., в 300 м южнее мыса Утиного, травянистые заросли с бамбуком, 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Dryopteris thelypteris (L.) A. Gray — юж. поб., заболоченная мор. тер., вейничник, 9 IX 1960, Ч, П.

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn — в 4 км от бухты, полевице-тимофеечная ассоц., вег., 8 IX 1960, Б.

[1] Фамилии некоторых других коллекторов здесь не приводятся в связи с тем, что в этикетках гербария они отсутствуют или написаны неразборчиво.

[2] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР» и «Определителю высших растений Сахалина и Курильских островов».

Equisetum palustre L. — юг острова, равнина, ситничник, вег., 8 IX 1960, Ч; зап. ровный, пологий склон, злаково-разнотравная ассоц., 29 VIII 1968, Б.

Agropyron repens L. — вост. поб., мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б, В, Р.

Agrostis clavata Trin. — мор. тер., злаково-разнотравный луг, 29 VIII 1968, Б.

A. flaccida Hack. — мор. тер., зап. склон, злаково-разнотравная ассоц., 29 VIII 1968, Б.

A. gigantea Roth — юж. поб., мор. тер., заболоченный луг, 8 IX 1960, П, Ч; вост. поб., мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б, В, Р.

A. scabra Willd. — мор. тер., злаково-разнотравный луг, 24 VIII 1968, Б.

A. stolonifera L. — вост. поб., мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth — юж. поб., мор. тер., заболоченный луг, 8 IX 1960, Ч, П.

C. hakonensis Franch. et Sav. — мор. тер., ровный небольшой уклон на запад, злаково-разнотравная ассоц., 29 VIII 1968, Б.

C. langsdorffii (Link) Trin. — в 2 км от бухты в глубь острова, на сев.-вост., осоково-тростниковая ассоц., пл., 8 IX 1960, Ч, Б.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — юж. поб., мор. тер., заболоченный луг, 8 IX 1960, Ч, П; мор. тер., рельеф ровный с небольшим уклоном к морю, разнотравье с преобладанием *Sanguisorba tenuifolia* Fisch., 9 IX 1960, Ч, П.

Dactylis glomerata L. — в 4 км от бухты на юго-вост. берегу, полевице-тимофеечная ассоц., пл., 8 IX 1960, Б.

Elymus dahuricus Turcz. ex Griseb. — вост. поб., мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б, В, Р.

Festuca rubra L. — мор. тер., в 300 м южнее мыса Утиного, травяные заросли с бамбуком, пл., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Holcus lanatus L. — вост. поб., мор. тер., разнотравно-злаковый луг, заносное, 24 VIII 1968, Н. Г. Хорошайлов.

Hordeum jubatum L. — мор. тер., разнотравье, 8 VIII 1968, Б.

Miscanthus sinensis Anderss. — тростниково-осоковый заболоченный луг, 24 VIII 1968, Б.

Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert — мор. тер., тростниково-осоковый луг, 25 VIII 1968, Б.

Phleum pratense L. — вдоль юж. и зап. берегов моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, 9 IX 1960, Ч, П; мор. тер., ровный зап. склон, злаково-разнотравная ассоц., 29 VIII 1968, Б.

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. — юж. поб., мор. тер., заболоченный луг, 8 IX 1960, Ч, П.

Poa palustris L. — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 25 VIII 1968, Б, В, Р.

P. pratensis L. — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, полевице-тимофеечная ассоц., 8 IX 1960, Б.

P. tatewakiana Ohwi — на I мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б.

Sasa kurilensis (Rupr.) Makino et Shibata — береговая полоса, мор. тер., разнотравное сообщество с преобладанием кровохлебки, пл., 9 IX 1960, Ч, Б.

Carex koidzumii Honda — заболоченная мор. тер., тростниково-вейниковые заросли, 8 IX 1960, Ч.

C. limosa L. — в 2 км от бухты в глубь острова на сев.-вост., осоково-тростниковая ассоц., вег., 8 IX 1960, Б.

C. rubra Levl. et Vaniot — в 2 км от бухты в глубь острова на сев.-вост., осоково-тростниковая ассоц., вег., 8 IX 1960, Ч, Б.

C. schmidtii Meinsh. — заболоченная мор. тер. в середине острова, тростниково-вейниковая ассоц., вег., 9 IX 1960, Б.

Eleocharis wichurae Boeck. — юж. оконечность, равнина, 8 IX 1960, Ч.

Eriophorum gracile Koch — в 2 км от бухты в глубь острова на сев.-вост., осоково-тростниковая ассоц., цв., 8 VIII 1960, Б.

Scirpus tabernaemontani Gmel. — юго-вост. поб., мор. тер., осоково-тростниковый луг, 9 IX 1960, Ч, П.

Symplocarpus foetidus (L.) Salisb. — в 2 км от бухты в глубь острова на сев.-вост., осоково-тростниковая ассоц., вег., 8 IX 1960, Б.

Lemna trisulca L. — оз. Среднее, 27 IX 1955, В.

Juncus decipiens (Buch.) Nakai — юж. оконечность, равнина, цв., 8 IX 1960, Ч.

J. gracillimus (Buch.) Krecz. et Gontsch. — в 2 км от бухты в глубь острова на сев.-вост., осоково-тростниковая ассоц., вег., 8 IX 1960, Б.

J. haenkei E. Mey. — мор. тер., осоково-разнотравный луг, 25 VIII 1960, Б.

J. papillosus Franch. et Sav. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник, 8 IX 1960, Ч, Б.

Convallaria keiskei Miq. — в 300 м южнее мыса Утииого, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, пл., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Hemerocallis middendorffii Trautv. et Mey. — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, полевице-тимофеечная ассоц., пл., 8 IX 1960, Б.

Majanthemum kamtschaticum (Cham.) Nakai — мор. тер. береговой полосы, разнотравно-злаковый луг, пл., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Iris kaempferi Siebold ex Lemaire — у берега моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, цв., 9 IX 1960, Ч.

I. laevigata Fisch. — юж. оконечность острова, равниил, ситничник, пл., 8 IX 1960, Ч.

I. setosa Pall. ex Link — юж. оконечность острова, равнина, 8 IX 1960, Ч.

Spiranthes sinensis (Pers.) Ames — у берега моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, 9 IX 1960, Ч.

Populus davidiana Dode — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б, В, Р.

Salix fuscescens Anderss. — юго-вост. берег, в 300 м южнее мыса Утиного, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, пл., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

S. gilgiana Seemen — западная часть острова на месте бывшего поселения, группа деревьев, 9 IX 1960, П, Ч.

S. udensis Trautv. et Mey. — сев. берег, 27 VIII 1968, В, Р.

Myrica tomentosa (DC.) Aschers. et Graebn. — заболоченный осоково-разнотравный луг с тростником и кустарниками, видами рода *Spiraea*, 9 IX 1960, Ч.

Rumex acetosella L. — мор. тер., разнотравный луг, 24 VIII 1968, Б.

R. japonicus Meisn. — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, полевице-тимофеечная ассоц., цв., 8 IX 1960, Б.

Polygonum thunbergii Sieb. et Zucc. — бухта Зеленая, 27 IX 1955, В.

Atriplex gmelinii C. A. Mey. — мор. тер., ровный небольшой уклон на зап., злаково-разнотравная ассоц., 29 VIII 1968, Б.

Dianthus superbus L. — мор. тер., разнотравный луг, 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — мор. тер., заболоченный участок, цв.-пл., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Silene cucubalus Wibel — вост. поб., мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б.

Aconitum neokurilense Worosch. — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, полевице-тимофеечная ассоц., цв., 8 IX 1960, Ч, Б.

Anemone villosissima (DC.) Juz. — в 300 м южнее мыса Утиного, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Thalictrum sachalinense Lecoyer — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, полевице-тимофеечная ассоц., вег., 8 IX 1960, Б.

Th. thunbergii DC. — юж. оконечность острова, разнотравно-злаковый луг, 8 IX 1960, Ч.

Th. yezoense Nakai — зап. поб., в 300 м южнее мыса Утиного, травянистые заросли с бамбуком, цв., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Parnassia palustris L. — юж. берег, заболоченная мор. тер., тростниково-вейниковая ассоц., цв., 8 IX 1960, Ч, П.

Aruncus kamtschaticus Rydb. — юж. поб., разнотравные заросли близ дороги, 9 IX 1960, Ч.

Fragaria iinumae Makino — юж. поб., юж. склон. мор. тер., злаково-разнотравный луг с кустарником, много, 9 IX 1960, Ч, П.

Potentilla pacifica Howell — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б.

Rosa rugosa Thunb. — юж. поб., под обрывом мор. тер., у края болота, заросли кустарников, 8 VIII 1960, Ч.

Sanguisorba tenuifolia Fisch. — юж. поб., у берега моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, 8 IX 1960, Ч, П.

Sorbus sambucifolia Roem. — юж. поб., юж. склон мор. тер., среди травяно-кустарниковых зарослей, 9 IX 1960, Ч, П.

Spiraea aemiliana Schneid. — юж. оконечность, равнина, ситничник, высота спиреи 30 см, 8 IX 1960, Ч.

S. betulifolia L. — тростниково-осоковый луг, мор. тер., пл., 24 VIII 1968, Б.

S. salicifolia L. — зап. поб., в 300 м южнее мыса Утиного, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Lathyrus japonicus Willd. — мор. тер., тростниково-вейниковые заросли, 9 IX 1960, Ч; прибрежный луг, 16 VIII 1968, Б.

L. pilosus Cham. — юг острова, мор. тер., ситничник, 8 IX 1960, Ч; сев.-зап. побережье, 24 VIII 1968, Б.

Lespedeza bicolor Turcz. — зап. поб., в 300 м южнее мыса Утиного, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, цв., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Trifolium hybridum L. — юж. поб., под обрывом мор. тер., у берега моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, 8 IX 1960, Ч.

T. pratense L. — юж. поб., у берега моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, 9 IX 1960, Ч.

T. repens L. — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, полевице-тимофеечная ассоц., цв., 8 IX 1960, Б.

Vicia cracca L. — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, цв., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

V. unijuga A. Br. — вост. поб., мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б.

Geranium erianthum DC. — юж. поб., у берега моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, 9 IX 1960, Ч.

Celastrus strigillosus Nakai — юж. поб., юж. склон мор. тер., травяно-кустарниковые заросли, 9 IX 1960, Ч.

Vitis cognetiae Pulliat ex Planch. — оз. Среднее, 25 VIII 1968, В, Р.

Hypericum erectum Thunb. — юг острова, мор. тер., равнина, ситничник, пл., 8 IX 1960, Ч.

Viola patrinii Ging. — в 300 м южнее мыса Утиного, травяные заросли с бамбуком, 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Circaea alpina L. — склон к оз. Среднему, 25 VIII 1968, В, Р.

Angelica genuflexa Nutt. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник, цв., 8 IX 1960, Ч.

Cicuta virosa L. — юж. часть острова, в 2 км от бухты в глубь острова на сев.-вост., осоково-тростниковая ассоц., пл., 8 IX 1960, Ч, Б.

Coelopleurum gmelinii (DC.) Ledeb. — зап. поб., в 300 м южнее мыса Утиного, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, цв., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Heracleum dulce Fisch. — мор. тер., ровный небольшой склон на запад, злаково-разнотравная ассоц., 29 VIII 1968, Б, В, Р.

Chamaepericlymenum suecicum (L.) Graebn. — юго-вост. поб. острова, I мор. тер., ситничник голубичный, пл., 9 IX 1960, Ч.

Ledum decumbens (Ait.) Small. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник с тростником и кустарниками, 8 IX 1960, Ч.

L. macrophyllum Tolm. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник с тростником и кустарниками, 8 IX 1960, Ч.

Oxycoccus quadripetalus Gilib. — юго-вост. поб. острона, мор. тер., осоково-тростниковый луг, 9 IX 1960, Ч.

Vaccinium praestans Lamb. — юж. поб., под обрывом мор. тер., на краю болота, 9 IX 1960, Ч.

V. uliginosum L. — юго-вост. берег, в 300 м южнее мыса Утиного, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, пл., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

V. vitis-idaea L. — юж. поб., под обрывом мор. тер., на краю болота, 9 IX 1960, Ч.

Lysimachia davurica Ledeb. — юж. берег, заболоченнан мор. тер., рельеф ровный с небольшим уклоном от берега моря к середине острова, тростниково-вейниковая ассоц., вег., 9 IX 1960, Ч, Б.

Gentiana auriculata Pall. — юго-вост. поб., мор. тер., ситничник голубичный, 9 IX 1960, Ч.

G. triflora Pall. — мор. тер., разнотравный луг, 24 VIII 1968, Б.

Lycopus lucidus Turcz. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник с восковником и сфагнумом, 8 IX 1960, Ч.

L. uniflorus Michx. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник с восковником и сфагнумом, 8 IX 1960, Ч, П.

Mentha haplocalyx Briq. — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, цв., 28 VIII 1968, Б.

Prunella japonica Makino — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, цв., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Scutellaria strigillosa Hemsl. — мор. тер., разнотравный луг, цв., 24 VIII 1968, Б.

Linaria japonica Miq. — сев.-зап. поб., мор. тер., песчаные наносы, 24 VIII 1968, Б, В, Р.

Plantago asiatica L. — юж. поб., у берега моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, заросли, 9 IX 1960, Ч.

P. camtschatica Link — вост. поб., мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 24 VIII 1968, Б.

Galium boreale L. — в 300 м южнее мыса Утиного, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, пл., 25 VIII 1968, Б.

G. trifidum L. — мор. тер., травяные заросли с бамбуком, пл., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

G. verum L. — юж. часть острова, береговая полоса, разнотравье с преобладанием кровохлебки, цв., 9 IX 1960, Ч, Б.

Rubia yezoensis (Miq.) Miyabe et Miyake — юж. поб., заболоченная мор. тер., вейничник, пл., 9 IX 1960, Ч.

Lonicera edulis Turcz. — юж. поб., под обрывом мор. тер., на краю болота, 9 IX 1960, Ч.

L. sachalinensis (Fr. Schmidt) Nakai — юж. поб., под обрывом мор. тер., на краю болота, 9 IX 1960, Ч, П.

Patrinia scabiosifolia Fisch. — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, цв., 24 VIII 1968, Б.

Adenophora kurilensis Nakai — мор. тер., разнотравье с преобладанием кровохлебки, 9 IX 1960, Б.

Campanula lasiocarpa Cham. — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, мор. тер., полевице-тимофеечная ассоц., цв., 8 IX 1960, Ч, Б.

Lobelia sessilifolia Lamb. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник с восковником и сфагнумом, 8 IX 1960, Ч.

Achillea millefolium L. — юж. поб., у берега моря на возвышенных участках, тимофеечный луг с примесью разнотравья, 9 IX 1960, Ч.

Anaphalis margaritacea (R. Br.) Benth. ex Hook. — юж. часть острова, береговая полоса, рельеф ровный с небольшим уклоном к морю, разнотравье с преобладанием кровохлебки, цв., 9 IX 1960, Ч.

Artemisia gigantea Kitam. — юж. поб., у берега моря на возвышенных участках, тимофеечные луга с примесью разнотравья, 9 IX 1960, Ч.

A. gmelinii Web. ex Stechm. — зап. поб., в 300 м южнее мыса Утиного, травяные заросли с бамбуком, пл., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

A. stelleriana Bess. — зап. поб., в 300 м южнее мыса Утиного, мор. тер., травяные заросли с бамбуком, цв., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

Aster glehnii Fr. Schmidt — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, 2 VIII 1968, Б.

Cacalia kamtschatica (Maxim.) Kudo — юж. берег, заболоченная мор. тер., тростниково-вейниковая ассоц., 24 VIII 1968, Б.

Cichorium intybus L. — юж. оконечность острона, равнина, ситничннк, 8 IX 1960, Ч.

Cirsium kamtschaticum Ledeb. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник, 8 IX 1960, Ч.

C. pectinellum A. Gray — юж. берег, заболоченная мор. тер., тростниково-вейниковая ассоц., цв.-пл., 9 IX 1960, Б.

Ligularia hodgsonii Hook. — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, полевицетимофеечная ассоц., 8 IX 1960, Ч, Б.

Matricaria inodora L. — мор. тер., разнотравно-злаковый луг, цв., 25 VIII 1968, Б, В, Р.

M. tetragonosperma (Fr. Schmidt) Hara et Kitam. — бухта Зеленая, 27 IX 1955, В.

Mulgedium sibiricum (L.) Less. — вост. поб., мор. тер., разнотравнозлаковый луг, 24 VIII 1968, Б.

Petasites amplus Kitam. — юж. поб., бровка мор. тер., разнотравные заросли, куртинами, 9 IX 1960, Ч.

Senecio nemorensis L. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник, цв., 8 IX 1960, Ч.

Solidago kurilensis Juz. — юж. оконечность острова, равнина, ситничник с восковником и сфагнумом, цв., 8 IX 1960, Ч.

Sonchus arenicola Worosch. — юж. берег, мор. тер., разнотравный луг, 24 VIII 1968, Б.

Taraxacum officinale Web. — в 4 км от бухты, юго-вост. берег, полевицетимофеечная ассоц., вег., 8 IX 1960, Б, Ч.

Всего на о. Зеленом зарегистрировано 139 видов семенных растений и папоротникообразных, относящихся к 40 семействам (см. таблицу) и к 98 родам.

Преобладающая масса видов о. Зеленого широко распространена на Сахалине, Курилах, а также на Хоккайдо и Камчатке. По составу семейств флора острова отличается от других бореальных флор отсутствием хвойных.

Около половины (17) семейств имеют здесь по одному виду. Самым богатым не только родами, но и видами является сем. *Gramineae* (23 вида), за ним идет сем. *Compositae* (19 видов). Эти же семейства представлены наибольшим числом видов на других островах Курильской гряды (Шмидт, 1974), что характерно и для всей умеренной зоны северного полушария.

Самый крупный род по числу видов — *Agrostis* (5). 75 родов из 98 (78%) представлены одним видом, 10 родов — двумя, 9 — тремя, 3 — четырьмя.

Общее богатство флоры деревянистыми растениями, характерное для южных Курильских островов и южной части Сахалина, свойственно и флоре о. Зеленого. Список деревянистых растений включает 24 вида, в том числе деревьев — 1 вид, кустарников — 15, полукустарников и полукустарничков — 6, деревянистых лиан — 2, хвойных среди них нет. Господствующей жизненной формой являются травянистые многолетники.

Соотношение семейств флоры острова Зеленого по числу видов и родов

Семейства	Число		Семейства	Число	
	видов	родов		родов	видов
Polypodiaceae	3	3	*Vitaceae*	1	1
Equisetaceae	1	1	*Guttiferae*	1	1
Gramineae	14	23	*Violaceae*	1	1
Cyperaceae	4	7	*Onagraceae*	1	1
Araceae	1	1	*Umbelliferae*	4	4
Lemnaceae	1	1	*Cornaceae*	1	1
Juncaceae	1	4	*Ericaceae*	1	2
Liliaceae	3	3	*Vacciniaceae*	2	4
Iridaceae	1	3	*Primulaceae*	1	1
Orchidaceae	1	1	*Gentianaceae*	1	2
Salicaceae	2	4	*Labiatae*	4	5
Myricaceae	1	1	*Scrophulariaceae*	1	1
Polygonaceae	2	3	*Plantaginaceae*	1	2
Chenopodiaceae	1	1	*Rubiaceae*	2	4
Caryophyllaceae	3	3	*Caprifoliaceae*	1	2
Ranunculaceae	3	5	*Valerianaceae*	1	1
Saxifragaceae	1	1	*Campanulaceae*	2	2
Rosaceae	7	9	*Lobeliaceae*	1	1
Leguminosae	4	8	*Compositae*	15	19
Geraniaceae	1	1			
Celastraceae	1	1			
			Всего	98	139

На о. Зеленом нами впервые найден кустарник *Myrica tomentosa*, который нередко здесь образует заросли. Воробьев и др. (1974) приводят этот вид только для Кунашира и Итурупа. *Vicia unijuga* находится здесь на восточном пределе своего распространения. На острове произрастают *Salix fuscescens*, обитатель северных территорий Азии, и *Campanula lasiocarpa* — представитель гольцовой и скальной флоры Северо-Востока СССР.

Экологический анализ свидетельствует о преобладании на острове лугового флористического комплекса, к которому относятся *Calamagrostis langsdorffii*, *Poa pratensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Carex rubra*, *Juncus gracillimus*, *Thalictrum thunbergii*, *Symplocarpus foetidus*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Heracleum dulce*, *Hypericum erectum*, *Viola patrinii*, *Gentiana auriculata*, *Aster glehnii*, *Anaphalis margaritacea* и др.

Перечисленные ниже виды составляют болотный флористический комплекс о. Зеленого: *Phragmites australis*, *Carex limosa*, *C. schmidtii*, *Eleocharis wichurae*, *Juncus papillosus*, *Polygonum thunbergii*, *Parnassia palustris*, *Lysimachia davurica*, *Lobelia sessilifolia* и др.

Бореально-лесной (таежный) флористический комплекс представлен такими типичными его представителями, как *Lonicera edulis*, *Ledum macrophyllum*, *Vaccinium uliginosum*, *Majanthemum kamtschaticum*, *Hemerocallis middendorffii*, *Aconitum neosachalinense*, *Circaea alpina*, *Cacalia kamtschatica*, *Senecio nemorensis*, *Solidago kurilensis*, а также некоторыми видами папоротникообразных.

Элементы более теплолюбивой флоры, характерной для южной части Сахалина, юга о. Итурупа, островов Кунашира, Шикотана, Хоккайдо и северо-восточного Китая, составляют пребореальный комплекс в смысле М. Г. Попова (1969); это — *Miscanthus sinensis*, *Sasa kurilensis*, *Lespedeza bicolor*, *Convallaria keiskei*, *Vitis cognetiae*. Произрастание здесь вышеуказанных растений таежного и пребореального комплексов свидетельствует о принадлежности острова к бореальным территориям.

Перечисленные ниже виды относятся к литоральному и сублиторальному флористическому комплексам: *Potentilla pacifica*, *Lathyrus japonicus*, *Linaria japonica*, *Scutellaria strigillosa*, *Pleurospermum camtschaticum*, *Adenophora kurilensis*, *Atriplex gmelinii*, *Artemisia stelleriana*.

Богато представлен адвентивный флористический комплекс: *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Holcus lanatus*, *Rumex acetosella*,

Silene cucubalus, *Trifolium pratense*, *T. hybridum*, *T. repens*, *Cichorium intybus*, *Taraxacum officinale*, *Mulgedium sibiricum*, *Sonchus arenicola*.

Наличие в составе адвентивной флоры острова злаковых — *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata* и других — является следствием влияния антропогенного фактора. Этим можно также объяснить занос и распространение (вплоть до натурализации) таких растений, как евразиатские виды *Trifolium hybridum*, *T. pratense*, *T. repens*, а также видов сорных растений — *Sonchus arenicola*, *Mulgedium sibiricum* и др.

Представители большинства флористических комплексов чаще всего произрастают совместно, образуя смешанные травяно-кустарниковые заросли.

Благодаря низкому и плоскому рельефу и однообразному растительному покрову о. Зеленый в ландшафтно-физиономическом отношении напоминает степь. Его территория повсеместно покрыта однообразными луговыми и лугоподобными травяно-кустарниковыми зарослями.

Древесные группировки на острове отсутствуют. Имеющиеся в литературе (Корсунская, 1958) указания о наличии на островах ольховников и кедрового стланика ошибочны. *Pinus pumila* на островах Малой Курильской гряды, в том числе и на о. Зеленом, не нстречается. *Alnus hirsuta* (три небольших дерева) найдена лишь на о. Юрий.

Одной из характерных фитоценотических особенностей о. Зеленый является редкая встречаемость большинства видов.

К осиовным фоновым растениям относятся виды сем. злаков: бамбук *Sasa kurilensis*, вейники — *Calamagrostis langsdorffii* и *C. neglecta*, тростник *Phragmites australis*, овсяница *Festuca rubra*, полевица *Agrostis gigantea*, а также представители осоковых и ситниковых — *Carex schmidtii*, *C. rubra*, *Juncus decipiens*, *J. gracillimus*. К числу обычных, широко распространенных на острове кустарников относятся курильский бамбук *Sasa kurilensis*, жимолость *Lonicera edulis*, багульник — *Ledum macrophyllum* и *L. decumbens*, голубика *Vaccinium uliginosum*. Багульник, восковник и голубика образуют заросли высотой 40—50 см, которые, как правило, скрыты под травяным пологом из тростника, вейника и некоторых видов разнотравья. Другие виды кустарников имеют спорадическое распространение — это ивы, жимолость сахалинская. Виноград *Vitis cognetiae*, древогубец *Celastrus strigillosus* и рябина *Sorbus sambucifolia* являются здесь очень редкими растениями и встречены в относительно благоприятных микроклиматических условиях; например, виноград — на южном, защищенном от северного ветра склоне морской террасы; в таком же защищенном от ветра месте встречена нами рябина. К редким растениям относится и тополь *Populus davidiana*.

Сопоставление флоры о. Зеленого и других островов Курильской гряды или ряда районов азиатской части СССР, сходных по размерам территорий, показывает, что о. Зеленый обладает относительно богатой флорой. Например, о. Шумшу, характеризующийся равнинным рельефом, по площади превосходит о. Зеленый почти в 20 раз, а по числу произрастающих на нем видов — лишь в 2 раза. Примерно такое же количество видов (139) насчитывается во флоре о. Матуа (Воробьев, 1963), площадь которого почти вдвое больше, чем у о. Зеленого.

Растительный покров о. Зеленого, в частности травяно-кустарниковые заросли, содержащие много кормовых растений, может рассматриваться как одно из ведущих условий, допускающих акклиматизацию некоторых видов животных, в том числе промысловых.

На острове отмечено широкое распространение хозяйственно ценных растений, например тимофеевки луговой, являющейся здесь заносным видом. На возвышенных участках у берега моря распространены злаково-разнотравные ассоциации, в которых нередко доминирует тимофеевка. Такие группировки встречаются на южном и западном побережьях острова. Присутствуют и другие ценные кормовые злаки — полевица *Agrostis gigantea*, ежа *Dactylis glomerata*, овсяница *Festuca rubra*, пырей *Agropyron repens*.

Значительное распространение получили бобовые: заносные виды клевера — *Trifolium repens*, *T. pratense*, *T. hybridum*, дикорастущие виды вики и чины — *Vicia cracca*, *V. unijuga*, *Lathyrus japonicus*, *L. pilosus*, а также *Lespedeza bicolor*.

Обращают на себя внимание куртины *Trifolium repens*, достигающие высоты 50—60 см.

Следует сказать и о весьма значительной роли, которую играют в сложении растительного покрова о. Зеленый представители *Cyperaceae* и *Juncaceae*. Осочники и ситничники встречаются вблизи моря на морских террасах, но особенно обычны (при доминировании видов *Carex* и *Juncus*) на некотором отдалении от берега.

Из группы разнотравья непременным компонентом растительного покрова является кровохлебка *Sanguisorba tenuifolia*. Она произрастает вместе с бамбуком и разнотравьем, образуя злаково-разнотравные ассоциации.

На о. Зеленом имеются также ценные плодово-ягодные растения: жимолость *Lonicera edulis*, брусника *Vaccinium vitis-idaea*, рябина *Sorbus sambucifolia*, шиповник *Rosa rugosa*, красника *Vaccinium praestans*, голубика *Vaccinium uliginosum*. У жимолости и рябины наблюдалось обильное плодоношение.

Более 67 видов являются хорошими кормовыми растениями, охотно поедаемыми крупным рогатым скотом, дикими животными (оленями, маралами), птицами, а многие (*Rumex acetosella*, *Fragaria iinumae*, *Vitis cognetiae*, *Sasa kurilensis*, *Heracleum dulce*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. praestans*, *Lonicera edulis*, *Adenophora kurilensis*, *Taraxacum officinale*, *Petasites* и др.) могут быть использованы человеком как пищевые растения.

Holcus lanatus L. — новый для флоры Курильских островов заносный вид.

В заключение перечислим кормовые и пищевые растения о. Зеленого: *Achillea millefolium*, *Adenophora kurilensis*, *Agropyron repens*, *Agrostis clavata*, *A. flaccida*, *A. gigantea*, *Atriplex gmelinii*, *Carex koidzumii*, *C. limosa*, *C. rubra*, *C. schmidtii*, *Cichorium intybus*, *Cirsium kamtschaticum*, *C. pectinellum*, *Eleocharis wichurae*, *Elymus dahuricus*, *Equisetum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Festuca rubra*, *Fragaria iinumae*, *Galium verum*, *Heracleum dulce*, *Hordeum jubatum*, *Iris setosa*, *Lathyrus japonicus*, *L. pilosus*, *Lemna trisulca*, *Lespedeza bicolor*, *Ligularia hodgsonii*, *Lonicera edulis*, *Lysimachia davurica*, *Majanthemum kamtschaticum*, *Matricaria inodora*, *M. tetragonosperma*, *Miscanthus sinensis*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Parnassia palustris*, *Petasites amplus*, *Phalaroides arundinacea*, *Phleum pratense*, *Plantago asiatica*, *Polygonum thunbergii*, *Potentilla pacifica*, *Rumex acetosella*, *R. japonicus*, *Salix fuscescens*, *S. sachalinensis*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Sasa kurilensis*, *Scirpus tabernaemontani*, *Sonchus arenicola*, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea aemiliana*, *S. betulifolia*, *S. salicifolia*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium hybridum*, *T. pratense*, *T. repens*, *Vaccinium praestans*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Vicia cracca*, *V. unijuga*, *Vitis cognetiae*.

ЛИТЕРАТУРА

А т л а с Сахалинской области. (1968).— В о р о б ь е в Д. П. (1948). О флоре Курильских островов. Материалы к изучению природных ресурсов Дальнего Востока, 1.— В о р о б ь е в Д. П. (1956). Материалы к флоре Курильских островов. Тр. Дальневост. ФАН СССР, сер. бот., 3 (5).— В о р о б ь е в Д. П. (1960). Новые данные к флоре Южных Курильских островов. Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов.— В о р о б ь е в Д. П. (1963). Растительность Курильских островов.— В о р о б ь е в Д. П., В. Н. В о р о ш и л о в, Н. Н. Г у р з е н к о в, Ю. А. Д о р о н и н а, Е. М. Е г о р о в а, Т. И. Н е ч а е в а, Н. С. П р о б а т о в а, А. И. Т о л м а ч е в, А. М. Ч е р н я е в а. (1974). Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов.— В о р о н о в Г. А. (1975). О перспективах акклиматизации животных на Сахалине и Курильских островах. В кн.: Природные ресурсы Сахалина, их охрана и использование.— В о р о ш и л о в В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока.— Е г о р о в а Е. М. (1964). К флоре

острова Шиашкотан. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 54.— Е г о р о в а Е. М. (1965). Новые и редкие флористические находки на Курильских островах и о. Сахалин. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 60.— Е г о р о в а Е. М. (1969). Заметки о распространении некоторых курильских и сахалинских видов. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 72.— Е г о р о в а Е. М. (1970). К эколого-географической характеристике скальной флоры Сахалина и Курильских островов. Изв. СО АН СССР, 5, сер. биол., 1.— К о р с у н с к а я Г. В. (1947). Геоморфология островов Курильского архипелага. Изв. ВГО, 4.— К о р с у н с к а я Г. В. (1958). Курильская островная дуга.— Л а в р е н к о Е. М. (1950). Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. В кн.: Проблемы ботаники, 1.— П о п о в М. Г. (1969). Растительный мир Сахалина.— П о п о в М. Г. (1970). Осоки Сахалина и Курильских островов.— С п р а в о ч н и к по климату СССР. (1968, 1970).— Ч е р н я е в а А. М. (1973). К флоре острова Онекотан. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 87.— Ш м и д т В. М. (1974). Количественная характеристика флоры Курильских островов. Вестн., сер. биол., ЛГУ, 15.— K u d o Y. (1925). The vegetation ot Jezo-Japan. J. Bot., 2, 4.— O h w i J. (1965). Flora of Japan.— T a t e w a k i M. (1957). Geobotanical Studies of the Kurile Islands. Acta Horti Gotoburgensis, 21.

Сахалинский комплексный
научно-исследовательский институт
ДВНЦ АН СССР,
пос. Новоалександровск.

Получено 26 I 1976.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.162.3

Michael Proctor and **Peter Yeo**. The pollination of flowers. Second edition. By William Collins Sons and Co Ltd, London, 1975, p. 1—418, 5 (**М. Проктор и П. Ио.** Опыление цветков, 2-е изд-е, 1975)

E. A. TIKHMENEV. (A REVIEW)

В последние годы возрос интерес к экологии опыления. Появлению книги «Опыление цветков» М. Проктора и П. Ио предшествовали обзорные работы Г. Куглера «Экология цветка» (Kugler. Blütenökologie, 1970) и К. Фегри и Л. Пайла «Основы экологии опыления» (Faegri, Pijl. The principles of polination ecology, 1971), в которых рассматриваются вопросы цветения и опыления растений. Однако это обстоятельство не умаляет значения данной сводной работы, которая впервые вышла в 1973 г. и переиздана в 1975 г. Последнее издание и является предметом данной рецензии.

Книга «Опыление цветков» вышла в серии «Новый натуралист», объединяющей работы, посвященные природе Великобритании. В ней рассматриваются цветение и опыление растений преимущественно Британских островов. В предисловии авторы подчеркивают, что экология опыления является «интернациональным предметом» и «исследования, связанные с опылением британских растений, большей частью выполнены на Континенте или в Северной Америке».

Главы 1-я, 2-я, 6-я, 7-я, 8-я и 9-я написаны М. Проктором, а 3-я, 4-я, 5-я, 10-я и 11-я — П. Ио, 12-я глава «Эволюция и экология опыления» написана совместно.

В первой главе книги содержится краткий исторический очерк изучения цветения и опыления растений. Она небольшая по объему, но весьма интересная.

Во второй главе «Цветок в жизни растений», являющейся также вспомогательной, читатель получает необходимые сведения в области цветения и опыления. Популярно, но на достаточно высоком научном уровне рассматриваются строение цветка, структура и функции отдельных его частей в связи с опылением. Много внимания уделяется процессам оплодотворения и механизму наследственности.

Основной материал книги изложен в 3—12-й главах. Третья глава о насекомоопыляемых цветках (часть 1) значительно больше по объему, чем предыдущие главы. В ней рассматриваются наиболее примитивные по структуре цветки, обладающие свободными чашелистиками и лепестками и свободно экспонированными нектаром и (или) пыльцой, имеющие довольно широкий круг опылителей. Такие цветки характерны для представителей сем. *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Euphorbiaceae*, *Primulaceae* и некоторых других. Особое внимание в этой главе уделяется взаимоотношениям между цветками и опылителями. По типу цветков и доступности нектара и (или) пыльцы авторы подразделяют растения на две группы. Первая группа — виды со «свободно-собранными» цветками (*Anemonae nemorosa*, *Lysimachia vulgaris* и др.), вторая — растения с «теснособранными» цветками (*Thalictrum flavum*, *Ribes alpinus* и др.). Для каждой группы растений даны списки видов

с указанием обилия нектара и пыльцы, окраски цветков и основных групп насекомых-опылителей.

О насекомых, опыляющих виды растений с наиболее просто устроенными цветками, идет речь в четвертой главе. Здесь рассматриваются семейства Coleoptera, Diptera, Lepidoptera и некоторые другие менее широко распространенные. Для каждого из рассматриваемых семейств приводятся сведения о циклах развития, строении тела, в особенности ротовых частей, о пищевой специализации и приуроченности к определенным типам цветков. Приводятся списки растений, которые преимущественно опыляются определенными группами насекомых. Согласно этим данным, наибольшую роль в опылении растений Великобритании играют Diptera, особенно Empididae, Muscidae и Syrphidae.

В специальной части главы обсуждается роль запаха и цвета в поисках цветков насекомыми.

Учитывая специфическую роль перепончатокрылых (Hymenoptera) в опылении растений, автор выделил данные об этом семействе в отдельную главу. В ней дается характеристика Hymenoptera: их численность на Британских островах, морфология, пищевая специализация и сезонная активность. Приводятся данные об органах чувств и их роли в поисках источника питания и т. д., подчеркивается большое значение этого семейства в опылении растений, обладающих специализированными сложноустроенными цветками.

Усложнение цветков, их специализация идут «рука об руку» с эволюцией ротового аппарата насекомых-опылителей и их поведения на цветках. Эволюция цветка, делающая скрытыми или труднодоступными источники питания, приводит к специализации опыления, в результате которого число опылителей становится ограниченным. О такой специализации и соответствующих типах цветков речь идет в шестой главе «Насекомоопыляемые цветки, часть 2». Нектар и (или) пыльца в цветке могут быть расположены так, что их добывают, как правило, только насекомые с хоботком такой же или большей длины, что и трубка венчика; на таких цветках могут быстро и эффективно работать только насекомые-опылители, обладающие значительной силой и имеющие определенные навыки. Усложнившаяся структура цветка и специализация насекомых-посетителей способствуют перекрестному опылению (ксеногамии). Много внимания уделено гетеростилии как одной из форм структурной адаптации, затрудняющей самоопыление. В этой главе также рассматриваются диоэцизм и самонесовместимость — формы структурной и физиологической адаптации к ксеногамии.

Седьмая глава посвящается опылению диких орхидных, встречающихся на Британских островах. Орхидные — интересная группа растений во многих отношениях. Особенности структуры цветка и опылительного механизма различных видов позволяют разделить представителей данного семейства на две основные группы — менее специализированные, такие как *Cypripedium calceolus*, и отличающиеся высокой степенью специализации — *Orchis mascula*, *Ophrys speculum* и др. У некоторых представителей орхидных из последней группы специализация к насекомоопылению зашла так далеко, что цветки, например у *Ophrys speculum*, регулярно опыляются одним видом насекомого, причем только самцами, хотя у ряда других видов цветки посещаются обоими полами. Трактуются причины такой исключительной избирательности, одна из которых — запах цветков, сходный с запахом половых продуктов самок. В этой главе также рассматриваются способы опыления и самоопылительный потенциал различных групп орхидных.

В восьмой главе обсуждается роль ветра и воды в опылении растений. Анемофилия является доминирующим типом абиотического опыления, она имеет большое значение в целом ряде семейств и дает ряд преимуществ, избавляя растения от неустойчивого и капризного поведения насекомых. Анемофилия особенно эффективна, по мнению автора, когда насекомых мало или они отсутствуют. Далее обсуждаются недостатки

ветроопыления — необходимость продуцирования большого количества пыльцы и ряд других.

В этой главе автор приводит ряд данных о «пыльцевом дожде», о сезонных колебаниях содержания пыльцы в воздухе и дальности ее рассеивания, рассматривает структуру цветка и механизм опыления у представителей различных семейств ветроопыляемых растений (*Betulaceae*, *Poaceae*, *Juncaceae*, *Plantaginaceae* и др.). К числу анемофильных растений автор относит и некоторые виды *Salix*, утверждая, что ветроопыление у них происходит при неблагоприятных условиях среды. С этим трудно согласиться, так как в условиях высокоширотной Арктики изученные в этом отношении виды ив являются насекомоопыляемыми (Kevan, 1972; Тихменев, 1973).

Неосведомленность о работах А. Н. Пономарева и его учеников (Пономарев, 1954, 1959; Пономарев, Русакова, 1968; Шамурин, 1966, и др.) не позволили автору более правильно оценить структурные и физиологические адаптации анемофильных растений, особенно злаков, делающих этот способ опыления очень экономичным и эффективным (взрывчатое и порционное цветение и т. д.).

В этой главе рассматривается также гидрогамия — явление редкое и встречающееся у ограниченного числа видов. Приводятся рисунки гидрогамных видов растений.

В девятой главе обсуждаются проблемы самоопыления и апомиксиса. Самоопыление довольно широко распространено в форме автогамии, гейтоногамии и клейстогамии. Автор утверждает, что цветки, даже высокоспециализированные к посещениям насекомых, бывают почти полностью самоопыляющимися (*Pisum sativum* и др.) и что в природе существует баланс между перекрестным опылением и самоопылением, являющийся постоянной характеристикой популяции. Справедливо отмечено, что самоопыление, как правило, является реакцией на недостаток опылителей или какие-либо другие нарушения опылительного механизма.

У некоторых растений половой процесс отсутствует или играет незначительную роль — он замещается апомиксисом. Этому вопросу посвящен специальный подраздел девятой главы, где рассматриваются облигатные и факультативные апомикты и роль апомиксиса у растений.

В десятой главе «Опыление некоторых экзотических растений» описаны типы адаптаций в процессе опыления у ряда видов растений, отсутствующих в природных условиях Великобритании. Особое внимание уделено тропическим и субтропическим орхидным. Среди прочих особенностей экзотов описаны «движения цветков» как атрактанты, опыление различными видами птиц, адаптации цветков к опылителям — птицам и опылению с помощью летучих мышей. Эти данные являются результатом исследований, проведенных главным образом в Америке и Африке.

Одиннадцатая глава посвящена прикладному значению опыления. Автор излагает успехи в селекции и гибридизации, достигнутые с помощью правильного использования процесса опыления. Умело обоснована необходимость детального изучения цветения и опыления растений, которые представляют общебиологический интерес и имеют огромное прикладное значение.

В двенадцатой, заключительной, главе, написанной обоими авторами совместно, обсуждены некоторые вопросы филогеиии цветковых растений. Происхождение цветка и, вероятно, покрытосеменных близко соприкасается с эволюцией взаимоотношений в системе «насекомое—цветок», а идея, что эволюция цветков и насекомых происходит сопряженно, возникла в результате сравнения ископаемых остатков покрытосеменных и тех насекомых, которые их опыляли. В те времена, когда появились ранние покрытосеменные, уже были широко представлены современные более примитивные группы насекомых, такие как трипсы, жуки, некоторые бабочки и т. д. В последующие периоды сопряженной эволюции появились новые, более совершенные группы опылителей. Авторы уделили

много внимания эволюции цветка, ссылаясь на точку зрения А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1969).

Далее рассмотрены вопросы репродуктивной изоляции и видообразования. В числе разных типов изоляции названа этологическая, связанная с поведением насекомых, а также географическая, которые способствуют формированию подвидов и даже видов. К сожалению, авторам остались неизвестными исследования, проводимые в нашей стране (Пономарев, Гузик, 1968), посвященные симпатрическому видообразованию у злаков. Далее затрагиваются вопросы зависимости от факторов среды, причем основное внимание уделяется обилию и составу опылителей. В числе иллюстраций приводятся опылительные спектры для растительных сообществ различных районов Великобритании.

Рецензируемая книга, имеющая своей целью осветить данные о цветении и опылении растений конкретного региона, по объему излагаемого материала выходит далеко за эти пределы. Авторы при написании книги привлекли большой фактический материал, полученный многими поколениями исследователей. Экологии цветения и опыления посвящено много работ, рассеянных по многочисленным изданиям, зачастую труднодоступиных, и появление обзорной работы, содержащей сведения по этой проблеме с учетом современных данных, можно лишь приветствовать. Рассматриваемая книга прекрасно оформлена, снабжена очень важными при изучении механизма опыления точными и детальными рисунками цветка. В книге много хороших фотографий, в том числе значительное количество дано в цветном исполнении. В конце приведен большой список литературы, насчитывающий 495 наименований.

Книга «Опыление цветков» полезна для широкого круга биологов, интересующихся вопросами цветения и опыления растений и проблемами эволюции, она может также служить хорошим учебным пособием для преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Возросший интерес к вопросам цветения и опыления растений способствовал организации специального симпозиума «Структура цветка и экология опыления» в рамках XII Международного ботанического конгресса (Ленинград, 1975). На этом симпозиуме были подведены итоги, намечены новые направления в изучении цветения и опыления и определены задачи в интересной области экологии растений. Можно надеяться, что в недалеком будущем сводные работы по экологии опыления появятся и в нашей стране.

ЛИТЕРАТУРА

Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.— Пономарев А. Н. (1954). Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Бот. ж., 39, 5.— Пономарев А. Н. (1959). О биологической изоляции *Festuca sulcata* Hack., *Festuca pseudovina* Hack. ДАН СССР, 127, 8.— Пономарев А. Н., М. Б. Гузик. (1968). Суточная ритмика опыления и видообразование у злаков. Бот. ж., 53, 10.— Пономарев А. Н., Ю. Н. Прокудин. (1975). Динамическая анемофилия злаков и ее значение для таксономии и видообразования. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 4.— (Тахтаджян А. Л.) Takhtajan A. L. (1969). Flowering plants: Origin and Dispersal. Edinburgh.— Тихменев Е. А. (1973). К антэкологии некоторых видов *Salix* в арктической тундре о. Врангеля. Бот. ж., 58, 8.— Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 8.— Kevan P. (1972). Insect pollination of high arctic flowers. J. Ecol., 60, 3.

Е. А. Тихменев.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 22 IV 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (633.2.03+551.481.2)

В. И. Парфенов, Г. А. Ким. Динамика лугово-болотной флоры и растительности под влиянием осушения. Минск, «Наука и техника», 1976 191 с.

B. M. MIRKIN. *V. I. PARFYONOV, G. A. KIM.* DYNAMICS OF MEADOW-BOG FLORA AND VEGETATION UNDER THE INFLUENCE OF DRAINAGE

В последние годы мелиоративные работы в нашей стране получают все большее развитие. Возможные последствия этих мероприятий и закономерности адаптации растительности к изменению режима водообеспеченности до сих пор изучались эпизодически и поверхностно. Своевременно выпущенная минским издательством книга В. И. Парфенова и Г. А. Ким во многом является уникальной для отечественной литературы.

Из первой главы «Объекты, материалы и методика исследований» узнаем, что исследование проведено на территории Белорусского Полесья (в левобережной части бассейна р. Припяти) и частично в Украинском Полесье (Волынская область). Авторами использован очень большой фактический материал: 827 геоботанических описаний, выполненных на 23 геоботанических профилях, причем 338 пробных площадей исследовались полустационарно — с ежегодным повторением описаний в течение 2—4 лет. Остальные пробные площади были обследованы однократно, но приурочены к пунктам, где ранее исследование было выполнено другими геоботаниками (С. Кульчинским и В. С. Доктуровским). Изучались также почвы (200 почвенных разрезов, из которых взято 400 почвенных образцов).

Авторы оптимально использовали трудозатраты на выполнение химических анализов, увеличив число повторностей для каждой почвы за счет изучения преимущественно верхнего, наиболее корнеобитаемого горизонта. Безусловно, это повышает репрезентативность данных о почвенной среде. Ценным в работе является и ограниченный круг признаков почвы, которые выбраны для характеристики эдафона. Изучались только признаки почв, особенно явно влияющие на растительность: уровень грунтовых вод (установление максимального и минимального уровней), гумус, pH, гидролитическая кислотность, степень насыщенности основаниями и зольность торфа. Указаны также группы почв по потребности в известковании.

Методика полевого обследования была достаточно традиционна — авторы пользовались шкалой Друде, дополняя данные определением проективного покрытия у доминантов. Учитывались не только цветковые растения, но и мхи. Продуктивность определялась на площадках 0.25 $м^2$ в четырехкратной повторности. При выявлении динамических тенденций использовались как прямые (сопоставление описаний разных лет), так и косвенные методы (анализ пространственных рядов, сопряженных с сукцессионными изменениями, изучение остатков растений при ботаническом анализе торфов).

В камеральный период обрабатывались сводные списки по методике Ю. Н. Нешатаева (1971)[1] и выполнялись лабораторные анализы почв по общепринятым руководствам.

Оценивая в целом методику, использованную авторами, нельзя не выразить сожаления, что они не применили методы фитоценологических таблиц, которые разработаны Х. Элленбергом и полностью описаны в многократно цитированной работе В. Д. Александровой (1969). Как показано ниже, в этом случае можно было бы достаточно объективно выделить экологические группы видов и на этой основе обосновать экологически четкие классификационные единицы.

Как видно из второй главы «Лугово-болотная флора и растительность Полесья», авторы уделяли много внимания изучению флоры, что всегда

[1] Мы не приводим списка работ, цитированных авторами книги.

повышает ценность данных о растительности. Выявлен 431 вид сосудистых растений. Для доминантов приведен «квалифицированный список», в котором каждый вид получил характеристику набором сокращений, выражающих экобиоморфы. Такая «телеграфная» запись достаточно удобна. Пример *Carex lasiocarpa* — бдкрщ олмт-мг-мо, что означает болотно-длиннокорневищный олигомезотрофный мезогигрофит мезооксилофит. Подобные оценки даны и всем прочим видам, хотя они отражены в книге уже суммативно — спектрами. Несмотря на субъективизм, такого рода экологические оценки полезны уже хотя бы потому, что при этом как-то систематизируется и обобщается полевой опыт геоботаника, который видит часто много больше, чем это принято думать. И все-таки при наличии шкал Х. Элленберга и Л. Г. Раменского и методики выделения «фитосоциальных» групп при анализе сводных списков подобная оценка видов представляется до некоторой степени устаревшей. Обзор флоры завершается 15 экологическими группами замещения (т. е. видами, способными либо расти вместе, либо заменять друг друга в сходных сообществах), которые также выделены чисто интуитивно.

В этой же главе в разделе «Геоботаническая характеристика лугово-болотной растительности Полесья — основного объекта осушения» приводятся классификация и краткая характеристика выделенных синтаксономических единиц. На этой системе единиц зиждется описываемая далее совокупность динамических схем смен осушения, поэтому данный небольшой раздел является самым важным во всей книге.

Классификационная иерархия включает 5 синтаксономических рангов: 1. Тип растительности, 2. Класс формаций, 3. Формация, 4. Ассоциация, 5. Вариант ассоциации.

В качестве типа растительности фигурирует достаточно сборная категория «лугово-болотная растительность». Известно, что А. П. Шенников (1941) включал в состав луговой растительности большое число формаций гигрофитов и даже гидрофитов, что противоречило его же определению лугов как сообществ многолетних травяных мезофитов. Авторы книги, практически сохранив объем лугового типа растительности по Шенникову, не решились назвать эту категорию просто лугами. Это во многом симптоматично и подтверждает необходимость давно назревшей ревизии высших единиц отечественных классификаций растительности в зоне границ лугов и болот. Подобно тому, как выделяются остепненные пустыни или луговые степи, необходимо установление подтипа луговых травяных болот, который объединил бы сообщества с доминированием гигрофитов, но при участии элементов луговой флоры, отражающих кратковременное просыхание верхнего слоя почвы.

В следующей ступени — классе формаций — авторы различают настоящие (эумезофитные), обедненные, или олиготрофные (психромезофитные и псаммомезофитные), проточно-сильноувлажненные и застойно-сильноувлажненные луга. По терминологии названия двух последних классов формаций не вполне удачны, так как именно эти классы объединяют наиболее гигрофильные ассоциации, обусловившие введение эпитета «болотная» в название типа. Видимо, в этом случае мы имеем два различающихся по проточности варианта подтипа луговых болот.

Формации выделены авторами по преобладанию одного доминанта. При выделении ассоциаций использован доминантно-детерминантный принцип; при этом названия ассоциаций включают перечень доминантов, расположенных в порядке убывания обилия, и список групп замещения, названных по одному представителю. В результате большинство ассоциаций имеет название из четырех-шести элементов, что вряд ли удачно. Название (символ) перерастает в характеристику. Ниже ранга ассоциации различаются варианты — по обилию или жизненности содоминантов. Авторы подчеркивают, что принципиальной разницы между ассоциациями и их вариантами нет.

Ограниченность объема монографии заставила авторов отказаться от характеристики ассоциаций и дать довольно беглый обзор лишь ос-

повных формаций. При этом они не использовали формы синтетических таблиц, выборочно перечисляя содоминанты по каждой формации с указанием их постоянства. Почему-то в этом случае они не опирались на классы, упомянутые в методике, а для каждой формации делили ряд постоянства на произвольные интервалы.

Больше «повезло» эдафическим факторам, которые обобщены в табл. 3. Ее анализ показывает, что связь выделенных формаций и единиц почвенной классификации необычайно рыхлая. Пойменная торфяно-глеевая почва, к примеру, отмечена под сообществами 18 формаций, так же как и пойменная торфяная маломощная. Для многих формаций — Phalarideta arundinacea, Cariceta acutae, Cariceta juncellae, Cariceta omskianae — отмечено по 5—8 единиц почвенной классификации. У аналитических показателей эдафической среды также не удалось выявить сколько-нибудь заметной связи ни с формациями, ни с их классами. Эти данные ценны именно объективной констатацией отсутствия четкой почвенной обусловленности классификационных единиц растительности, так как еще нередко в литературу просачиваются утверждения об абсолютности связи почва—растительность, причем эти выводы всегда строятся на недопустимо малом количестве фактических данных (как отмечалось, Парфенов и Ким имели в своем распоряжении массовый и доброкачественный материал о почвах). Вместе с тем эта «анархичность» взаимосвязи растительности и почв гипертрофирована недостатками избранного метода классификации.

Критика синтаксона «формация» уже имеет достаточную историю. Она была четко подытожена в дискуссии и отражена в соответствующем пункте резолюции III Всесоюзного совещания по классификации растительности, которое состоялось (при участии авторов) в Ленинграде в 1971 г. Нельзя сказать, что они игнорировали всю резолюцию: объем ассоциации у них укрупнен по сравнению с практиковавшимся раньше формальным комбинированием доминантов, приводившем к выделению бесчисленного количества единиц. Но сказав это робкое «а», авторы книги не отважились даже на «б»: они подчинили эти ассоциации формациям, которые по своей сущности никак не могут быть экологическими категориями. Это обусловлено экологическим ареалом доминанта, вследствие чего в некоторых случаях формация может сближать далекие и разъединять близкие объекты. Кроме того, если использованное в классификации авторов и характерное для изученных лугов переувлажнение способно в какой-то степени уменьшить разногодичную и сезонную смену доминантов, оно не может сделать все сообщества монодоминантными и не позволяет втиснуть их в прокрустово ложе монодоминантных формаций (между тем все 43 выделенные формации монодоминантные).

Последовательно проведя экологизацию ассоциаций за счет использования флористических критериев и отказавшись от формаций, авторы могли бы получить значительно более крупное и четкое разбиение на классификационные единицы. Эти единицы коррелировали бы лучше с изменением увлажнения, все сукцессионные схемы стали бы более простыми, четкими и более соответствующими действительности. Быть может, в дальнейшем авторы сочтут возможным вернуться к этим материалам и применить к ним методы и подходы сторонников классификации на флористической основе. Чтобы отвергать эти методы, нужно их апробировать.

В третьей главе «Современная динамика лугово-болотной флоры и растительности под влиянием осушения земель» рассмотрены вопросы классификации антропогенных изменений флоры и растительности, общие закономерности смен при осушении (биологическая продуктивность, изменение флористического состава) и результаты изучения интенсивных и экстенсивных смен при осушении разной длительности (3—5 лет — прямые наблюдения; 40 лет — сравнение с данными С. Кульчинского; 60 лет — сравнение с данными В. С. Доктуровского; 100 лет — по остаткам торфа). Здесь же рассматриваются динамические интерпретации

эколого-топографических рядов как показателей возможных изменений растительности в прошлом и будущем.

Для классификации антропогенных смен предложена достаточно оригинальная схема: они разделены по масштабу проявления на локальные и региональные. Первый класс в свою очередь подразделен на последовательные и катастрофические. К катастрофическим сменам отнесен процесс создания культурных фитоценозов, к последовательным — изменения в биологической продуктивности при неизменности флоры, в видовом составе фитоценозов, обратимые и необратимые смены коренных фитоценозов. Второй класс — региональные изменения — подразделен на изменения растительности и флоры. В этой схеме наиболее интересно разбиение последовательных смен на категории по степени продвинутости процесса сукцессии. Быть может, локальные и региональные смены было бы целесообразно именовать гейтогенезом и гологенезом; эти термины совпадают с объемом понятий авторов книги и уже привились в советской геоботанике. Динамику и флоры, и растительности вряд ли можно противопоставлять, так как это две стороны одного и того же процесса.

Результаты изучения смен при осушении показаны на графических схемах (на уровне формаций) и в таблицах (на уровне ассоциаций). В последнем случае для выбранных объектов указаны коренная и производные ассоциации, а продвинутость сукцессии измерена коэффициентом сходства по Жаккару. Переход от уровня формации на уровень ассоциации целесообразен, так как это более четкая в отношении экологии единица, но поскольку ассоциации нигде не охарактеризованы, самая ценная часть материала остается за рамками книги. Настораживают и коэффициенты сходства. У объекта 13 (табл. 7) осушение не вызвало перехода сообщества из коренной ассоциации в производную, но флористическое сходство составило всего . . . 17% (!); в то же время при смене ассоциации (объект 18а) сходство старого и нового сообществ оказалось достаточно высоким — 61%. Естественно, что не все виды равнозначны и за счет эвритопов возможно высокое сходство между экологически далекими сообществами, но все же относить к одной ассоциации сообщества, имеющие лишь 17% общих видов, вряд ли правомерно.

Книгу завершает четвертая глава «Вопросы охраны флоры и растительности Полесья». В ней ставится вопрос о необходимости создания заповедных участков лугов и болот Полесья, которые должны сохранить первозданный облик его флоры и растительности.

Заключая рецензию, остается еще раз подчеркнуть уникальность монографии. Авторами собран богатейший полноценный материал, характеризующий многообразие процессов изменения растительности под влиянием осушения в районе интенсивных мелиоративных работ. Этот материал как «слепок» с растительности представляет большой научный интерес уже сам по себе и заслуживает публикаций несравненно большего объема, чем эта компактная монография. Высказанные замечания во многом дискуссионны и имели одну цель: убедить авторов книги в ненадежности критериев классификации по доминантам и соответствующей им системы синтаксонов при работе с травяными сообществами. Отмеченные рецензентом недостатки книги связаны с исходной теоретико-методической посылкой. Соглашаться или не соглашаться с мнением рецензента, в конечном итоге дело авторов.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР,
Уфа.

Получено 7 XII 1976.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 511.1 : 581.9 : 327.7 (208)

ОБ ОРГАНИЗАЦИИ МЕЖДУНАРОДНОГО ОБЩЕСТВА ПО ДЕМОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

T. A. RABOTNOV. ON THE ORGANIZATION OF INTERNATIONAL SOCIETY FOR PLANT DEMOGRAPHY

В программу секции «Экологическая ботаника» XII Международного ботанического конгресса (Ленинград, июль 1975 г.) было включено заседание, посвященное проблеме «Ценопопуляции как структурные единицы растительных сообществ». В его организации приняли участие А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, Т. А. Работнов и Дж. Харпер (J. Harper, Бангор, [1] Великобритания); последний создал особое направление в изучении динамики численности популяций, согласился быть председателем на этом заседании, но, к сожалению, не смог принять участие в работе конгресса, и вместо него председательствовал его ученик Дж. Уайт (J. White, Дублин, Ирландия). Заседание состоялось 9 VII 1975 и было посвящено памяти А. А. Уранова. На нем произошла встреча представителей двух направлений. Одно из них изучает ценопопуляции и развивается в СССР; другое, известное под названием «изучение демографии растений», представлено Дж. Харпером и его учениками в различных странах (Великобритания, Ирландия, Канада, США, Мексика). Из-за перегруженности программы заседания обсуждения докладов не было, но по просьбе представителей школы Харпера их познакомили с принципами выделения возрастных групп при изучении ценопопуляций травянистых растений, выдвинутых советскими исследователями. С этой целью сотрудники А. А. Уранова (Л. А. Жукова, Н. И. Шорина и др.) собрали в окрестностях Ленинграда соответствующий материал и на его основе продемонстрировали зарубежным коллегам признаки, по которым в нашей стране выделяются возрастные группы растений. Кроме того, состоялась встреча Т. А. Работнова с группой делегатов конгресса, в основном учеников и последователей Дж. Харпера. Работнов сделал сообщение, в котором изложил свои представления по некоторым актуальным вопросам фитоценологии, а также информировал о постановке преподавания на кафедре геоботаники Московского университета. Несомненное значение имело также обсуждение многих вопросов с Дж. Уайтом, П. Кейверсом (P. Cavers, Канада) и П. Вернер (P. Werner, США) во время посещения ими кафедры геоботаники Московского университета. Вернер посетила также организованную Урановым проблемную лабораторию по изучению ценопопуляций в Московском педагогическом институте им. В. И. Ленина.

При обсуждении проблем изучения ценопопуляций в Ленинграде на XII МБК и в Москве возникла необходимость укрепить и расширить контакты, установленные между исследователями ценопопуляций, работающими в различных странах. С этой целью П. Вернер, вернувшись в США, решила организовать обмен информацией путем рассылки информационных писем и учредить международное общество под названием «Societas Internationales de Plantarum Demographia». В декабре 1975 г. она разослала первое информационное письмо (Newsletter № 1), в котором отмечено успешное проведение на XII МБК обсуждения проблемы ценопопуляций и указано, что возникла необходимость укрепления и расширения контактов между учеными, изучающими ценопопуляции. Письмо было разослано 42 участникам XII МБК из 15 стран и, кроме того, 200 биологам, занимающимся изучением популяций растений и их жизненного цикла. Была также разослана анкета, включающая ряд вопросов (фамилия, ученая степень, место работы, тематика исследования, опубликованные работы и др.). В апреле 1976 г. Вернер разослала второе информационное письмо (Newsletter № 2) и составленный на основе полученных анкет справочник об исследователях в области демографии растений («An international directory of plant demographers»). В информационное письмо № 2 включены следующие материалы: обращение Дж. Харпера, в котором он приветствует организацию рассылки информационных писем как первый шаг к установлению более тесных контактов между исследователями ценопопуляций; краткий отчет Дж. Уайта о работе заседания, посвященного проблеме «Ценопопуляции как структурные единицы растительных сообществ» на XII МБК; информация о работах советских исследо-

[1] В Бангоре, помимо Харпера, работают П. Грейг-Смит и П. Ричардс, книги которых переведены на русский язык (П. Грейг-Смит. Количественная экология растений, 1967; П. Ричардс. Тропический дождевой лес, 1961).

вателей ценопопуляций, которые переводятся или намечены к переводу на английский язык.

Большую ценность представляет составленный Вернер справочник об исследователях популяций растений. Это брошюра в 48 страниц, включающая сведения о 156 ученых из более чем 30 стран. В ноябре 1976 г. было разослано дополнение к этому справочнику («Supplements a to: An international directory of plant demographers»), содержащее сведения о 102 ученых. Эти издания безусловно будут способствовать установлению тесных контактов, в частности обмену публикациями между исследователями различных стран.

Организацию Международного общества по изучению демографии растений следует приветствовать.

Необходимо отметить возрастающий интерес зарубежных ученых к работам советских исследователей ценопопуляций растений. Это проявилось на XII МБК и нашло отражение в информационных письмах, разосланных Вернер, о предполагаемых переводах на английский язык работ советских ботаников (две статьи — одна Л. Б. Заугольновой, другая Т. А. Работнова — уже переведены), а также в справочнике о демографах растений, в котором ряд ученых высказали пожелание получать публикации советских исследователей. В связи с этим желательно участие большего числа советских ботаников в обмене информацией, организованной П. Вернер. Ее адрес: Dr. Patricia A. Werner. W. K. Kellog Biological station, Michigan State University. Hickory Corners, Mi. 49060, USA.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 23 XII 1976.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 (208) (477)

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО (УБО, ФИЛИАЛ ВБО) В 1976 г.

V. S. TKACHENKO. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (U. B. S., FILIAL OF THE A.-U. B. S.) DURING 1976

Научная деятельность УБО в 1976 г. была сосредоточена на обсуждении докладов и сообщений на общих собраниях центральной организации Общества (Киев), заседаниях секций, областных отделений и групп. В соответствии с опубликованным планом в центральной организации УБО (543 члена) проводились общие собрания и заседания 6 секций. Всего состоялось 4 общих собрания, на которых было заслушано 7 докладов.

Секция флоры и растительности (председатель М. И. Котов, секретарь М. Ф. Бойко) на 8 заседаниях заслушала 11 докладов преимущественно флористической (С. И. Ивченко, Д. В. Дубина, М. Ф. Бойко), геоботанической (Я. П. Дидух) и природоохранной (Т. Л. Андриенко, Е. И. Прядко) тематики. Ряд докладов об истории развития ботаники на Украине прочитали М. И. Котов и Л. С. Балашев.

Секция альгологии (председатель Д. А. Радзимовский, секретарь В. В. Юрченко). На 5 заседаниях заслушано 9 докладов, освещавших флористические особенности отдельных водных бассейнов и регионов УССР (В. Н. Юнгер, З. И. Асаул, Н. А. Мошкова, С. А. Блейх, Л. Е. Костикова и др.). В некоторых докладах были рассмотрены проблемы биологической продуктивности водорослей (В. В. Юрченко) и палеогеографии (Н. С. Водопьян).

На 10 заседаниях секции микологии и фитопатологии (председатель И. А. Дудка, секретарь С. П. Вассер) прочитано 30 докладов, охватывавших широкий круг вопросов. Наибольшее число их было посвящено грибным поражениям растений и растительного сырья (Т. Г. Зражевская, З. А. Пожар, Н. А. Федорова, А. С. Бухало и др.) и изучению микофлоры УССР (М. Ф. Смицкая, Л. В. Смык, З. Г. Лавитская, Э. З. Коваль, Е. Г. Мусич и др.).

Секция физиологии растений (председатель Л. И. Мусатенко, секретарь А. Н. Нестерова). На 10 заседаниях сделано 24 доклада. Тематика их охватывала разнообразные вопросы физиологии, биохимии и экологии. Значительное число докладов было посвящено влиянию на растения физиологически активных веществ (М. И. Лясковский, О. О. Кочина, О. Н. Соснова и др.), эколого-физиологическим особенностям растений и их устойчивости (М. А. Соловьева, Ю. Е. Шведова, Е. И. Ильяшук, Г. П. Биличенко, А. П. Пасичный и др.), а также метаболизму отдельных органов и тканей и его регуляции (В. Д. Сакало, Т. А. Рейнгард, Л. С. Савицкая, И. И. Рожко и др.).

На 8 заседаниях секции эмбриологии и анатомии растений (председатель В. П. Банникова, секретарь О. В. Овсянникова) прочитано 10 докладов. Обсуждались вопросы полового размножения растений (Н. И. Савченко, С. П. Шпилевая, М. К. Павлова), патологических изменений структуры тканей (Т. В. Третяк, Н. Г. Будковская), а также современные методики и основные направления цитоэмбриологических исследований (В. П. Банникова, С. П. Вассер, В. М. Фомичева).

Секция дендрологии и акклиматизации растений (председатель А. Л. Лыпа, секретарь Ю. А. Войтюк). На 5 заседаниях заслушан ряд докладов об изученности дендрофлоры УССР (С. И. Ивченко), об организации новых парков и охране памятников садово-паркового искусства (А. И. Залевский, А. К. Ющенко, В. М. Любченко и др.).

Большой вклад в развитие различных разделов ботанической науки в республике вносят областные отделения и группы УБО.

Донецкое отделение (председатель Е. Н. Кондратюк, 122 члена). На 10 заседаниях сделано 20 докладов и сообщений. Основное внимание уделялось интродукции растений, озеленению индустриальных городов (А. Ф. Рубцов, А. К. Поляков, Д. Р. Костырко, В. И. Бакланов и др.), а также флористике и фитоценологии в Донбассе, морфологии, физиологии и биохимии растений в условиях индустриального города. Донецкое отделение УБО было инициатором научной конференции «Растения и промышленная среда» (Донецк, март 1976 г.) и VI Международного симпозиума по рекультивации земель, нарушенных промышленностью (Донецк, июнь 1976 г.).

Харьковское отделение (председатель Ю. Н. Прокудин, 121 член). Состоялось 6 заседаний, на которых обсуждались вопросы биосистематики, альголо-

гии, геоботаники, охраны природы и др. Всего заслушано 9 докладов. Отделение организовало и провело пленум УБО (Харьков, февраль 1976 г.), состоявшийся одновременно с координационным совещанием проблемного совета «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира».

Львовское отделение (председатель К. А. Малиновский, 108 членов). На 6 заседаниях заслушано 6 докладов по экологии (К. А. Малиновский, Х. Т. Пашук), хорологии (К. О. Уличная), морфогенезу растений (И. М. Берко) и палеоботанике (Н. Я. Шварева).

Днепропетровское отделение (председатель А. Л. Бельгард, 71 член). На 7 заседаниях сделано 10 докладов по итогам биогеоценологических (А. Л. Бельгард, О. Б. Мороз, А. Н. Хирная, Н. Н. Цветкова), альгологических (А. В. Махонина, А. С. Кириленко) и геоботанических (О. С. Григоренко) исследований. Отделение осуществило следующие мероприятия: областной семинар «Опыт восстановления нарушенных земель в пойме р. Самара и обессоливание сточных вод» (Днепропетровск, май 1976 г.); заседание областного технического совета «Комплекс мероприятий по восстановлению земель, нарушаемых горными работами шахт объединения „Павлоградуголь“ до 1990 г.» (Павлоград, июнь 1976 г.); научная конференция по итогам исследовательских работ Днепропетровского университета в 1975 г. (Днепропетровск, октябрь 1976 г.).

Одесское отделение (председатель И. И. Погребняк, 61 член). На 8 заседаниях обсуждены итоги изучения эколого-биологических особенностей морских водорослей (И. И. Погребняк, Н. Е. Гусляков), геоботанических исследований природного растительного покрова юго-западной Украины (П. П. Островчук, Л. А. Шапошникова) и основные направления ботанических исследований в вузах Одессы (С. Г. Коваленко, Н. И. Демченко). Всего заслушано 11 докладов и сообщений.

Полтавское отделение (председатель В. Н. Самородов, 52 члена) организовано в 1976 г. на базе местной группы УБО. В результате успешной организационной работы число ее членов возросло в 4 раза. Это отделение организовало научно-техническую конференцию «Биология прорастания пыльцы» (Полтава, апрель 1976 г.) и провело 14 заседаний, на которых заслушало 26 докладов и сообщений. Тематика докладов — различные задачи флористических, фитоценологических, микологических и физиолого-биохимических исследований, а также некоторые вопросы селекции и агротехнологии.

На 6 заседаниях Лубенского отделения (председатель Д. А. Пакали, 46 членов) обсуждались организационные вопросы и был сделан ряд научных докладов по вопросам селекции, фитопатологии и о биологических особенностях лекарственных растений в связи с их культивированием.

В Асканийском отделении (председатель М. Г. Курдюк, 43 члена) на 8 заседаниях заслушано 16 научных докладов и несколько информационных сообщений. В основу их были положены материалы биогеоценологических исследований в заповедной степи и в ботаническом парке «Аскания-Нова», а также на участках искусственных лесонасаждений в южных степях УССР. К работе Отделения подключились сотрудники Нижнеднепровской научно-исследовательской станции облесения песков и виноградарства и Присивашской научно-исследовательской станции лесного хозяйства. Проведены научно-методическая конференция «Интродукция растений, лесоразведение и охрана природы в южных степях Украины» (Аскания-Нова, май 1976 г.) и семинар-экскурсия для активистов УБО.

Симферопольское отделение (председатель Т. Д. Водопьянова, 35 членов). На 6 заседаниях заслушано 8 докладов преимущественно по вопросам экспериментальной фитоценологии (Г. Т. Шимкус, А. Я. Попова, Н. С. Посохлярова, Л. Ф. Животенко и др.).

Черновицкое отделение (председатель Г. Х. Молотковский, 30 членов). На 4 заседаниях прочитано 12 докладов. Обсуждались итоги изучения физиолого-биохимических (С. С. Костышин, А. Г. Должицкая, В. Л. Данищук, П. И. Лопушанский и др.), фитоценотических (Т. И. Солодкова, З. С. Заец, Н. К. Якимчук) и биологических (Б. К. Термена, В. А. Гаврилюк) особенностей растений.

Ивано-Франковское отделение (председатель П. А. Трибун, 29 членов). На 4 заседаниях заслушано 8 докладов по различным вопросам лесного хозяйства западных областей УССР (П. А. Трибун, Н. В. Гаврилюк, В. И. Парпан, Я. Д. Гладун и др.).

Ужгородское отделение (председатель В. И. Комендар, 28 членов). На 5 заседаниях заслушан ряд информационных и 5 научных докладов об эколого-биологических (В. И. Комендар, В. А. Игнат, Н. В. Дубанич и др.) и биохимических особенностях растений (П. П. Билык). Как и в предыдущие годы, отделение проводило большую работу по пропаганде научных знаний.

Житомирское отделение (председатель П. В. Литвак, 24 члена). Состоялось 6 заседаний, сделаны доклады и сообщения об анатомических, физиологических, биологических и фитоценотических особенностях культурных растений Житомирщины.

Херсонское отделение (председатель В. А. Сурков, 17 членов). Проведено 2 заседания, на которых обсуждались 7 докладов и сообщений преимущественно по морфогенезу растений природной и культурной флоры (В. И. Тихонов, Э. С. Кириллова, Г. Ф. Михайлец, В. А. Сурков, А. О. Губченко и др.).

Ворошиловградское отделение (председатель В. Р. Маслова, 16 членов). На 3 заседаниях заслушано 8 докладов, основное место занимали вопросы

изучения флоры цветковых и споровых растений Ворошиловградской области (Р. Я. Исаева, П. И. Кузнецова, Е. С. Николаева, В. Р. Маслова). Часть докладов была посвящена исследованиям морфогенеза растений, фитоиндикации ландшафтов и физиологии растительных тканей.

Тернопольская группа (уполномоченный С. В. Зелинка, 16 членов). На 6 заседаниях сделано 11 докладов. Обсуждались итоги изучения влияния магнитного поля (Н. М. Барна) и некоторых микроэлементов на жизнедеятельность культурных растений (К. Н. Векирчик), вопросы охраны природы (В. Е. Шиманская) и пр.

Ялтинская группа (уполномоченная С. К. Кожевникова, 14 членов) провела 3 заседания. Были заслушаны доклады В. Н. Голубева об эволюции жизненных форм растений, В. М. Косых — о внутривидовой дифференциации растений и С. К. Кожевниковой — о гетерокарпии.

Криворожская группа (уполномоченный И. А. Добровольский, 10 членов) на 5 заседаниях заслушала 8 докладов преимущественно о влиянии промышленного загрязнения среды на физиолого-биохимические свойства растений (И. А. Давыдов, И. А. Добровольский, В. А. Баранова и др.).

В Уманской группе (уполномоченный С. М. Гедзь, 10 членов) на 7 заседаниях заслушано несколько докладов о некоторых физиолого-биохимических особенностях культурных растений и путях повышения их урожайности (В. П. Прокопенко, О. И. Ерина, Е. З. Сенчук, Г. А. Козыдуб и др.).

Нежинская группа (уполномоченный Я. С. Гречаненко, 10 членов) на 3 заседаниях обсуждала состояние охраны ботанических объектов Черниговской области, вопросы организации научной работы на кафедре ботаники Нежинского педагогического института и др.

В Мелитопольской группе (уполномоченный С. П. Черевко, 9 членов) на 5 заседаниях было заслушано несколько докладов о биологии, физиологии и анатомии культурных растений (П. А. Комарницкий, Е. С. Овсянникова, Е. А. Казаков, Г. А. Сакало и др.).

Хомутовская группа (уполномоченный Н. П. Шупранов, 9 членов) на 5 заседаниях обсуждала мероприятия, связанные с празднованием 50-летия одного из старейших отделений Украинского государственного степного заповедника — Хомутовской степи (в Донецкой области), и заслушала сообщения о биогеоценологических исследованиях, проводимых в этой степи членами Хомутовской группы УБО.

Нижневоротская группа (уполномоченный О. П. Крысь, 8 членов) на 4 заседаниях заслушала несколько сообщений о разработке путей повышения продуктивности естественных кормовых угодий (О. П. Крысь, В. А. Грига, В. С. Ющак и др.).

В Черкасской группе (уполномоченный И. Г. Дерий, 7 членов) на 6 заседаниях обсуждались доклады по региональной охране ботанических объектов, биологии культурных растений, дендрофлоре Черкасской области и др.

Сведения о работе Белоцерковской, Каменец-Подольской и Черниговской групп УБО не получены. В конце 1976 г. образована Карпатская группа и проведены мероприятия по возобновлению деятельности Каменец-Подольской группы УБО. В 1976 г. УБО пополнилось 175 новыми членами. Теперь оно насчитывает 1473 члена, из которых 543 входят в состав центральной (Киевской) организации. В структуре УБО имеется 15 отделений, 14 групп и 10 членов-коллективов.

В феврале 1976 г. состоялся Пленум УБО (Харьков). Было проведено 5 заседаний Президиума совета УБО, на которых рассматривались организационные и финансовые вопросы. Продолжалась подготовка к проведению очередного, VI съезда УБО (Донецк, 1977 г.).

Издательская деятельность Общества. Проводилась подготовка к печати очередного ежегодника «Достижения ботанической науки на Украине», содержащего доклады, прочитанные членами УБО в 1974—1975 гг., справочного пособия об УБО, трудов предстоящего VI съезда УБО, а также нескольких сборников региональных конференций, проведенных Асканийским, Полтавским и Львовским отделениями УБО. В 1976 г. из печати вышли ежегодник «Достижения ботанической науки на Украине» («Наукова думка», 1976, 14 печ. л.) и информационные материалы: В. С. Ткаченко. Украинское ботаническое общество в 1975 г. (Укр. бот. ж., 33, 3, 1976, *на укр. яз.*, Бот. ж., 61, 8, 1976).

УБО оказывало организационную и финансовую помощь в проведении ряда конференций, симпозиумов и в издании сборников.

Члены Общества проводили большую работу по популяризации ботанических знаний среди населения: прочитали более 4 тысяч лекций; опубликовали в газетах, журналах, а также в виде брошюр, буклетов и плакатов более 300 научно-популярных статей; более 120 раз выступали по радио и телевидению; принимали участие в выставках (ВДНХ — Асканийское отделение, городские выставки цветов — центральная организация в г. Киеве и Полтавское отделение — в г. Полтаве); поддерживали тесный контакт с вузами, школами, домами культуры, озеленительными и заготовительными организациями.

В. С. Ткаченко.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 14 III 1977.

Vol. LXII *№ 11*

November, 1977

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ